

N° d'ordre : 538.

Année 1973.

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ PAUL-SABATIER DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Françoise LESCHER-MOUTOUÉ

SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES COPÉPODES CYCLOPIDES HYPOGÉS (CRUSTACÉS)

SOUTENUE, LE 7 AVRIL 1973, DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN :

MM. E. ANGELIER

Président

A. VANDEL

C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

C. BERTHÉLEMY

R. ROUCH

} *Examineurs*

LABORATOIRE SOUTERRAIN DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE.

MOULIS

1973

N° d'ordre : 538.

Année 1973.

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ PAUL-SABATIER DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Françoise LESCHER-MOUTOUÉ

SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES COPÉPODES CYCLOPIDES HYPOGÉS (CRUSTACÉS)

SOUTENUE, LE 7 AVRIL 1973, DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN :

MM. E. ANGELIER

Président

A. VANDEL

C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

C. BERTHÉLEMY

R. ROUCH

} *Examineurs*

LABORATOIRE SOUTERRAIN DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE.

MOULIS

1973

THÈSE

présentée

A L'UNIVERSITÉ PAUL SABATIER DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

par

François LESCHER-MOUTON

sur la biologie et l'écologie

des copépodes cyclopéens hypogés (Copepoda)



TOULOUSE le 24 Mars 1964

Président

Vice-Président

Examinateur

Examinateur

Examinateur

Examinateur

Le Directeur de la Bibliothèque de la Faculté des Sciences Naturelles

Le Secrétaire

Le Secrétaire

SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES COPÉPODES CYCLOPIDES HYPOGÉS (CRUSTACÉS),

par Françoise LESCHER-MOUTOUÉ (1)

SOMMAIRE GÉNÉRAL.

(Les sommaires détaillés seront donnés au début de chacune des parties).

Analyse.

Avant-propos.

Introduction.

Techniques.

PREMIÈRE PARTIE.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CYCLOPIDES HYPOGÉS.
ÉLÉMENTS DE BIOGÉOGRAPHIE.

— Sommaire.

— Chapitre I. Classifications taxonomique et écologique des Cyclopidés hypogés.

— Chapitre II. Répartition des Cyclopidés hypogés.

— Chapitre III. Cyclopidés des eaux souterraines du sud de la France.

DEUXIÈME PARTIE.

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

— Sommaire.

— Introduction.

— Chapitre IV. Données sur la reproduction.

— Chapitre V. Nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés hypogés.

— Chapitre VI. Étude morphologique du développement postembryonnaire.

— Chapitre VII. Durée du développement des Cyclopidés hypogés.

— Chapitre VIII. Influence de la température sur le développement des œufs.

— Chapitre IX. Cycle saisonnier de reproduction : observations en élevage et dans la nature.

(1) Laboratoire souterrain du C.N.R.S., 09410 Moulis, France.

TROISIÈME PARTIE.

ÉCOLOGIE DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

- Sommaire.
- Introduction.
- Chapitre X. Les eaux souterraines. Présentation des stations étudiées.
- Chapitre XI. Les Cyclopidés hypogés des nappes superficielles suspendues.

- Chapitre XII. Les Cyclopidés hypogés de la zone d'infiltration des karsts.
- Chapitre XIII. Les Cyclopidés hypogés de la zone noyée des karsts.

Résumé et conclusions.

Travaux cités.

N. B. — La première et la deuxième partie de cette étude font l'objet de cet article ; la troisième partie paraîtra dans le fascicule suivant, ainsi que la liste des travaux cités.

ANALYSE.

Dans la première partie de ce travail, il est fait un bref rappel sur la position systématique des Cyclopidés hypogés, puis une étude de la répartition des deux genres troglobies *Speocyclops* et *Graeteriella*.

Quarante et une espèces et sous-espèces peuvent être rencontrées dans les eaux souterraines du sud de la France, dont vingt-cinq sont strictement troglobies. Dans cette seule région, cent treize stations nouvelles de *Speocyclops* et vingt-quatre stations de *Graeteriella* sont signalées.

La deuxième partie de cette étude concerne la biologie de la reproduction des Cyclopidés hypogés ; elle diffère par plusieurs points de celle des formes épigées.

Les Cyclopidés hypogés n'élaborent pas de sacs ovigères, du moins l'espèce *Acanthocyclops stammeri westphalicus* et les genres *Speocyclops* et *Graeteriella* ; les œufs tombent sur le substrat peu de temps après leur émission ; le nombre total d'œufs produits par chaque femelle est peu élevé.

Au cours du développement postembryonnaire, le nombre de stades est le même chez les formes souterraines et celles qui vivent en surface. En revanche, les durées de développement embryonnaire et postembryonnaire sont très allongées par rapport à celles des formes épigées.

Le développement des œufs est considérablement ralenti par le froid ; par son action létale sur le premier stade nauplien de *Speocyclops gallicus*, la température limite l'extension des populations de cette espèce hors du domaine souterrain.

Les *Speocyclops* et les *Graeteriella* se reproduisent toute l'année, avec cependant des maximums d'activité reproductrice à l'automne et au printemps.

Les données écologiques, dont l'exposé fait l'objet de la troisième partie de ce travail, rendent compte des différents habitats souterrains susceptibles d'héberger des Cyclopidés hypogés.

Deux milieux originaux, à peu près totalement ignorés à ce jour, ont été étudiés de façon détaillée : il s'agit des nappes situées dans le cortex de désagrégation et de l'aquifère épikarstique. Leur rôle s'avère fondamental, pour le premier du point de vue de l'extension des formes hypogées, pour le second dans les recherches concernant les modalités de peuplement de la zone d'infiltration des karsts.

L'observation des populations installées au niveau de la zone noyée des karsts a permis de souligner leur richesse quantitative et qualitative ; par ailleurs, les milieux d'interstices réalisés au niveau des axes de drainage de cette zone constituent un biotope richement peuplé par les Cyclopidés hypogés.

L'ensemble de ces résultats permet de mieux connaître un groupe très largement répandu dans les eaux souterraines et dont seule l'étude taxonomique avait été abordée.

Abstract.

The first part of this paper consists of a short recall of the systematic position of the hypogean Cyclopidae and of a study on the two genera of troglobites *Speocyclops* and *Graeteriella*.

Forty-one species and subspecies may be found in the groundwater of Southern France of which twenty-five are pure troglobites. In this only region, 113 new stations of *Speocyclops* and 24 of *Graeteriella* are reported.

The second part concerns the reproduction biology of hypogean Cyclopidae which differs in several points from the one of epigean forms.

The hypogean Cyclopidae form no eggsacks, at least the species *Acanthocyclops stammeri westphalicus* and the genera *Speocyclops* and *Graeteriella*; the eggs fall down to the substrate shortly after their formation. The total of the eggs produced by one female is very low.

During the postembryonal development the number of stages of the subterranean forms is the same as the one of those living on surface. On the other hand the embryonal and postembryonal developments are very much longer than those of surface forms.

The development of the eggs is considerably slowed down by the cold. The temperature limits the extension of *Speocyclops gallicus* populations elsewhere than in the underground by its lethal action on the first nauplian stage of this species.

The *Speocyclops* and *Graeteriella* reproduce during the whole year but peak reproduction activity times are autumn and spring.

The third part of this study gives the ecological data of the different subterranean habitats in which hypogean Cyclopidae may live.

Two original biotopes, nearly entirely ignored up to this day, have been examined thoroughly: the groundwater which is situated in the disaggregation cortex and the « aquifère épikarstique ». Their roles seem fundamental: the first concerning the extension of the hypogean forms and the second for research on population modalities in the infiltration zone of the karsts.

The observation of the populations living on the level of the flooded zone of the karsts has permitted to underline their quantitative and qualitative richness; at the same time the interstitial biotopes realised on the level of the axe of drainage of this zone constitute a biotope richly populated by the hypogean Cyclopidae.

The total of these results allows a better knowledge of a group which is widely present in groundwater and of which only a taxonomic study exists.

Zusammenfassung.

Der erste Teil dieser Arbeit besteht aus einer kurzen Rückschau auf die systematische Position der hypogierten Cyclopiden und einer Studie über die Verbreitung der beiden troglobionten Gattungen *Speocyclops* und *Graeteriella*.

Einundvierzig Arten und Unterarten können in den unterirdischen Gewässern Südfrankreichs beobachtet werden, wovon fünfundzwanzig reine Troglobionten sind. Es sind in dieser Gegend 113 neue Fundorte für *Speocyclops* und vierundzwanzig für *Graeteriella* festzuhalten.

Der zweite Teil behandelt die Vermehrungsbiologie der hypogierten Cyclopiden, die sich in mehreren Punkten von derjenigen der epigierten Formen unterscheidet. Die hypogierten Cyclopiden formen keine Eiersäcke, wenigstens was die Art *Acanthocyclops stammeri westphalicus* und die Gattungen *Speocyclops* und *Graeteriella* betrifft. Die Eier fallen auf das Substrat kurz nach ihrer Vollendung. Ein Weibchen produziert im gesamten eine kleine Anzahl Eier.

Die postembryonäre Entwicklung der subterranean Arten besteht aus der gleichen Anzahl Stadien, wie diejenige der epigierten. Hingegen sind die embryonären und postembryonären Entwicklungsstadien sehr viel länger als diejenigen der epigierten Formen.

Die Entwicklung der Eier ist durch die Kälte erheblich verlangsamt. Die Temperatur begrenzt die Ausbreitung der *Speocyclops gallicus*-Bestände ausserhalb des unterirdischen Gebietes durch ihre lethale Wirkung auf das erste naupliische Stadium dieser Art.

Die *Speocyclops* und *Graeteriella* vermehren sich das ganze Jahr hindurch mit jedoch grösster Reproduktionstätigkeit im Frühling und im Herbst.

Im dritten Teil werden die ökologischen Gegebenheiten besprochen, die die verschiedenen unterirdischen Habitate aufweisen, in denen hypogierte Cyclopiden vorkommen.

Zwei ursprüngliche Biotope, bisher fast ganz unbekannt, sind gründlich untersucht worden : das Grundwasser im Desagregationskortex und das « aquifère épikarstique ». Ihre Rolle erweist sich als grundsätzlich : das erste in bezug auf die Ausbreitung der hypogierten Formen, das zweite zur Untersuchung der Modalitäten der Bevölkerung in der Infiltrationszone des Karstes.

Die Beobachtung der Bestände in der überschwemmten Zone des Karstes hat erlaubt, deren quantitativen und qualitativen Reichtum zu unterstreichen. Ausserdem bilden die interstitiellen Biotope, auf der Entwässerungsachse dieser Zone entwickelt, ein Biotop, das von den hypogierten Cyclopiden dicht bevölkert ist.

Die Summe dieser Resultate hilft uns, eine Gruppe besser kennenzulernen, die in den unterirdischen Gewässern sehr weit verbreitet ist und von der einzig eine taxonomische Arbeit vorliegt.

AVANT-PROPOS.

Les recherches qui font l'objet de ce mémoire ont été réalisées au Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique, à Moulis (Ariège) ; son implantation au cœur d'un pays karstique permet de poursuivre des travaux écologiques fondés sur des observations fréquentes ; en outre, sa grotte aménagée offre la possibilité d'effectuer des élevages de longue durée. Ainsi s'expliquent les deux voies de recherches que j'ai suivies, l'une ayant trait à la biologie de la reproduction des Cyclopides hypogés, l'autre étant consacrée à l'étude des divers biotopes colonisés par ces formes.

Je remercie très sincèrement Monsieur le professeur E. ANGELIER, président de ce jury de thèse, pour sa bienveillante sollicitude à mon égard.

Monsieur le professeur A. VANDEL, membre de l'Institut, a dirigé mes recherches ; c'est pour moi un agréable devoir de le remercier fort vivement de la confiance qu'il m'a accordée en m'orientant vers l'étude des Cyclopides hypogés ; je suis heureuse de lui exprimer en ce jour ma respectueuse admiration.

Monsieur le professeur C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, directeur du Laboratoire souterrain, ayant

accepté de me parrainer au C.N.R.S., a suivi avec une grande attention le déroulement de ce travail ; qu'il veuille trouver ici le témoignage de mon attachement.

Je tiens à remercier également Monsieur C. BERTHÉLEMY, maître de conférences, pour sa cordialité et pour sa participation à mon jury de thèse.

Toute ma gratitude va à Monsieur R. ROUCH, maître de recherches au C.N.R.S., pour les précieux conseils qu'il m'a toujours prodigués, et avec qui j'ai eu, à maintes reprises, de fructueuses discussions.

Je remercie bien amicalement Monsieur A. MANGIN, attaché de recherches au C.N.R.S., de son aide pour tous les problèmes concernant les circulations d'eaux souterraines ; grâce à lui, j'ai pu préciser la nature exacte des différents biotopes considérés.

Enfin, je n'aurais garde d'oublier dans ces remerciements Madame J. DAFFIS, aide-biologiste au C.N.R.S., qui a pris une part active dans la réalisation matérielle de ce mémoire, ainsi que tous les collègues et amis qui m'ont apporté leurs encouragements, spécialement ceux qui ont effectué des prélèvements à mon intention.

INTRODUCTION.

L'ordre des Cyclopoida appartient à la sous-classe des Copepoda. Ses représentants sont abondants dans toutes les eaux, qu'elles soient marines ou dulçaquicoles. Ce sont, soit des formes parasites, soit des formes libres ; ces dernières mènent un mode de vie aussi bien planctonique que benthique ou interstitiel ; certaines, hébergées par les mousses, peuvent être qualifiées de muscicoles car elles peuplent la pellicule d'eau qui recouvre les feuilles de ces végétaux, d'autres habitent des litières sous les climats tropicaux.

Les travaux et les révisions successives de GRAETER (1903), de SARS (1913), de GURNEY (1933) et de KIEFER (1927), pour ne citer que les plus importants, ont permis d'établir une classification des Cyclopidés, adoptée par RYLOV (1948), par DAMIAN-GEORGESCU (1963) et par DUSSART (1969).

Ordre	Sections	Familles	Sous-familles
<i>Cyclopoida</i> ..	Siphonostoma		
	Gnathostoma.....	Cyclopidae..	Halicyclopinæ
	Poecilostoma	Sars, 1913	Kiefer, 1927
		Oithonidae	Eucyclopinæ
		Sars, 1913	Kiefer, 1927
		Cyclopinidae	Cyclopinæ
		Sars, 1913	Kiefer, 1927

La section des Gnathostoma correspond à des formes qui demeurent libres toute leur vie. Les Oithonidae et les Cyclopinidae comprennent essentiellement des formes marines ou littorales, alors que les Cyclopidae regroupent surtout des formes d'eau douce continentale. C'est à cette dernière famille qu'appartiennent les espèces souterraines.

La mise en évidence de Cyclopidae dans les eaux souterraines continentales est récente. Le premier Cyclopide hypogé a été signalé en 1907 par GRAETER ; il s'agit de *Cyclops teras*, rattaché par la suite au genre *Eucyclops* Claus, 1893.

Plus intéressantes sont la découverte de *Cyclops unisetiger* due toujours à GRAETER (1908), et celle de *Cyclops troglodytes* et de *C. racovitza* par CHAPPUIS, en 1923. Cependant il faut attendre les révisions de BREHM en 1926, puis de KIEFER en 1937, pour que soit fixé le statut générique de ces Copépodes : pour l'espèce découverte par GRAETER, il fut créé le genre *Graeteriella*, alors que les formes décrites par CHAPPUIS ont été rangées dans le genre *Speocyclops*. Ainsi étaient définis les deux genres auxquels se rattachent la plupart des formes souterraines appartenant à la sous-famille des Cyclopinæ.

L'analyse de la bibliographie consacrée à ce groupe montre que le plus grand nombre de recherches relatives aux Cyclopidés souterrains sont d'ordre taxonomique. Ces recherches sont dues essentiellement à CHAPPUIS, à KIEFER et à LINDBERG ; elles conduisent à une connaissance des aires de répartition géographique. En outre, grâce à ces travaux de systématique, nous possédons quelques documents sur l'extension et sur la nature des biotopes souterrains peuplés par les Cyclopidés. Par ailleurs, les recherches exhaustives, poursuivies aussi bien sur les milieux interstitiels continentaux (ANGELIER, DELAMARE DEBOUTTEVILLE, HUSMANN, MOTAS, ORGHIDAN, SCHWOERBEL...) que sur les eaux des terrains karstiques, ont permis la récolte de nombreux Cyclopidés. Cependant, les données écologiques relatives à ce groupe restent éparées et fragmentaires ; elles nous laissent donc dans une ignorance presque totale des conditions de vie des Cyclopidés hypogés et de l'importance des populations qu'ils constituent dans les eaux souterraines.

Les données biologiques dont nous disposions jusqu'ici étaient d'une extrême pauvreté. En effet, depuis les travaux de GRAETER (1910) et de CHAPPUIS (1920) seules quelques rares indications sur la présence ou l'absence de sacs ovigères, sur la morphologie des spermatophores ou des stades naupliens, ont été notées à l'occasion de publications d'ordre systématique. Les travaux réalisés ces dernières années ont fourni de nombreux renseignements sur le rythme de la reproduction, les modalités de la ponte, la taille des œufs, la vitesse du développement des Crustacés souterrains : Isopodes Caecospheromiens (DAUM, 1954), Amphipodes (GINET, 1960), Harpacticides (ROUCH, 1968), Isopodes Microparasellides (COINEAU, 1971). Contrastant avec cette abondante

documentation, l'information que nous possédions sur les Cyclopides hypogés était d'une grande indigence.

L'ensemble de ces remarques incitait à entreprendre des recherches sur les Cyclopides hypogés, recherches orientées vers des aspects biologiques et écologiques, en utilisant comme matériel les genres troglobies *Speocyclops* et *Graeteriella*.

La première partie de ce travail est consacrée essentiellement à l'étude de la répartition des Cyclopides hypogés ; une liste des espèces rencontrées dans les eaux souterraines françaises a été dressée.

La deuxième partie concerne la biologie des Cyclopides hypogés. J'ai tout d'abord entrepris des recherches afin de mettre en évidence les différents aspects de leur reproduction, et cela en poursuivant des éle-

vages dans la grotte-laboratoire de Moulis. Mais une de mes préoccupations essentielles a été de confronter les résultats des élevages avec les observations relatives aux populations souterraines observées dans leurs biotopes naturels.

Les données écologiques, dont l'exposé fait l'objet de la troisième partie de mon étude, rendent compte des différents habitats des Cyclopides hypogés. Je me suis plus spécialement attachée à l'analyse des nappes suspendues et à celle de la partie supérieure de la zone d'infiltration des karsts, biotopes sur lesquels nous ne possédions que fort peu d'informations. Les résultats relatifs à la zone noyée des karsts viennent compléter ce travail et permettent d'établir un bilan général du mode de peuplement des massifs karstiques par les Cyclopides.

TECHNIQUES.

Récolte et transport des Cyclopides.

En raison de leur faible taille, les Cyclopides ne peuvent être chassés à vue ; ils sont capturés à l'aide de filets en gaze à bluter dont la maille mesure 95 μ .

J'ai eu recours à plusieurs techniques de récolte.

Pour filtrer les *exutoires*, il est nécessaire de concevoir des modèles adaptés à chacun d'entre eux ; j'ai indiqué, dans le texte du mémoire, leurs caractéristiques. En règle générale, et en particulier pour toutes les émergences présentant un fort débit, les filets sont montés sur une armature semi-rigide afin que l'ouverture épouse le plus étroitement possible les irrégularités du substratum. Dans le cas de sources capteées, de petites poches sont suspendues aux tuyaux d'arrivée d'eau.

Les récoltes dans les *eaux libres des grottes* sont réalisées à l'aide de filets montés sur une armature rigide ; ils ont la forme d'une époussette ; leur taille dépend de l'importance des volumes d'eau à pêcher.

Enfin, les Cyclopides vivant dans les *milieux d'interstices des grottes* ont été recueillis à l'aide des techniques utilisées pour prospecter les nappes phréatiques et les circulations hyporhéiques des cours d'eau subaériens : sondages Karaman-Chappuis (CHAPPUIS, 1936, p. 389) et pompes Bou-Rouch (BOU et ROUCH, 1967).

Après leur capture, les Cyclopides sont soit amenés vivants au laboratoire dans des récipients isolants, soit fixés sur place dans de l'alcool à 70°.

Elevages et techniques utilisées en laboratoire.

Les *élevages* ont été effectués dans la grotte-laboratoire de Moulis (température de 11,5°C) ou dans des enceintes thermostatées.

Les Cyclopides sont placés, par couple, dans des récipients du type « soucoupe du Professeur Chatton » dont les bords évasés permettent des observations aisées ; chaque coupelle mesure 6 cm de diamètre, son volume est de 12 cc environ. J'ai employé soit l'eau de la grotte-laboratoire (filtrée), soit de l'eau minérale du commerce (eau d'Evian). Les récipients posés sur une table en grillage et recouverts d'un entonnoir renversé qu'obture du coton cardé (ROUCH, 1968 a) sont ainsi protégés, tout en étant parfaitement aérés.

J'ai tout d'abord tapissé le fond des récipients avec de l'argile ou du sable fin tamisé ; cependant, ce procédé ne permettait pas de retrouver les œufs ou les exuvies. J'ai, par la suite, adopté comme substrat des débris ligneux provenant d'une grotte ; l'observation a montré que les Cyclopides, pendant leurs périodes de repos, choisissent de préférence le bois et pénètrent dans ses anfractuosités.

La nourriture consiste soit en débris ligneux, soit en comprimés Cerophyl réduits en fragments (Cerophyl Laboratories Inc., Kansas City, U.S.A.) ; LÉPINEY a également choisi ce dernier milieu pour entretenir ses élevages (1962).

J'ai précisé dans les chapitres consacrés à la biologie des Cyclopides les différentes méthodes d'élevage adoptées, selon la nature des recherches.

La méthode de préparation des Cyclopides pour l'*examen microscopique* en vue d'études morphologiques ou de numérations est la suivante : fixation à l'alcool à 70°, puis montage entre lame et lamelle dans du glycérol pur ; lorsque certains individus devaient être dessinés, ils étaient éclaircis en les immergeant dans l'acide lactique ; ils étaient conservés dans ce même milieu pendant la durée des observations. Les copépodites et les adultes ont été mesurés selon la méthode préconisée par KOZMINSKI (1936) et par DUSSART (1956) ; elle permet d'éliminer les erreurs dues au procédé de fixation. Ces mesures exigent l'emploi d'un oculaire étalonné.

Mesures des températures et études des débits.

Les *températures ponctuelles* ont été prises avec un thermomètre à mercure de précision au vingtième de degré centigrade.

Pour les *enregistrements de température* j'ai utilisé un thermographe bi-sonde (fabrication W. Lambrecht) dont la sensibilité est de 0,5°C/mm de diagramme, vitesse de rotation de 8 jours.

La mesure des *débits des exutoires* a nécessité plusieurs techniques :

— mesure directe à l'aide d'un récipient gradué en litres et d'un chronomètre (source de Jouand'Arau) ;

— implantation de stations limnimétriques (avec déversoir triangulaire à lame mince à 45° — LANCASTRE, 1961 — pour la fontaine de La Bièle) et de stations limnigraphiques (limnigraphe OTT, vitesse de rotation de 28 jours).

PREMIÈRE PARTIE.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CYCLOPIDES HYPOGÉS.
ÉLÉMENTS DE BIOGÉOGRAPHIE.

SOMMAIRE.

CHAPITRE I^{er}.CLASSIFICATIONS TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. Systématique des Cyclopidae	437
II. Classification écologique des Cyclopidés récoltés dans les eaux souterraines	438

CHAPITRE II.

RÉPARTITION DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. Répartition du genre <i>Speocyclops</i>	439
II. Répartition du genre <i>Graeteriella</i>	441

CHAPITRE III.

CYCLOPIDES DES EAUX SOUTERRAINES DU SUD DE LA FRANCE.

I. Liste des espèces récoltées	442
II. Conclusions	447

Chapitre I^{er}.

CLASSIFICATIONS TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. SYSTÉMATIQUE DES CYCLOPIDAE.

Les Cyclopidés des eaux douces continentales appartiennent à la famille des Cyclopidae qui comprend à l'heure actuelle trois sous-familles : Halicyclopinae, Eucyclopinae et Cyclopinae.

Dans les eaux superficielles, ils constituent généralement d'abondantes populations mais offrent du point de vue spécifique une diversification assez faible. C'est ainsi qu'en France on ne compte à ce

jour (DUSSART, 1969) que cinquante-cinq espèces et sous-espèces ; parmi celles-ci figurent des formes dulçaquicoles cosmopolites bien connues : *Macrocyclops fuscus*, *M. albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops (Megacyclops) viridis*, *Diacyclops bisetosus*, etc., soit un total d'une vingtaine d'espèces environ, auxquelles il convient d'ajouter des formes qui ont une aire d'extension plus restreinte (*Cyclops strenuus strenuus*, *C. furcifer*, *Acanthocyclops venustus*, *Diacyclops crassicaudis*, *D. languidus*, *D. languidoides*...) ; cinq espèces et sous-espèces vivent dans des eaux plus ou moins salées (genres *Halicyclops* et *Neocyclops*) et présentent une aire de répartition limitée.

Les eaux souterraines hébergent, avec une fréquence variable, des espèces qui vivent normalement dans les eaux de surface (*E. serrulatus*, *P. fimbriatus*, *A. vernalis*, *A. venustus*, *A. (Megacyclops) viridis*). A l'exception d'un Halicyclopinæ : *Halicyclops troglodytes* Kiefer, 1954, espèce endémique récoltée dans une grotte de l'Aude et en Sardaigne (LINDBERG, 1956 a), toutes les espèces troglobies de la famille des Cyclopidae se répartissent entre les Eucyclopinae et les Cyclopinae ; elles se rattachent au genre *Eucyclops* de la première sous-famille, et aux genres *Acanthocyclops* et *Diacyclops* de la seconde. C'est également parmi les Cyclopinae que se placent les genres *Speocyclops* et *Graeteriella*, hôtes exclusifs des eaux souterraines.

II. CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DES CYCLOPIDES RÉCOLTÉS DANS LES EAUX SOUTERRAINES.

La terminologie classique utilisée pour préciser le statut écologique des formes animales occupant le milieu souterrain est due à RACOVITZA (1907) ; j'en rappellerai brièvement les termes en les appliquant aux Cyclopides.

Nous distinguerons les Cyclopides *troglobies* « qui ont pour habitat exclusif le domaine souterrain », les Cyclopides *troglophiles* qui « habitent constamment le domaine souterrain... ; ils s'y reproduisent souvent, mais ils peuvent être aussi rencontrés à l'extérieur », enfin, les Cyclopides *trogloxènes* qui « sont ou des égarés ou des hôtes occasionnels ... » (p. 437).

Il est également courant d'opposer les formes *hypogées* aux formes *épigées* pour différencier les animaux qui vivent sous terre, quel que soit le biotope, des animaux vivant dans des milieux subaériens.

Le terme *cavernicole* considéré comme synonyme de troglobie par RACOVITZA (*op. cit.*) a plus ou moins perdu son sens originel ; il est fréquemment choisi par les auteurs pour définir les formes souterraines qui habitent dans les grottes ; aussi ne l'emploierai-je que rarement.

Chapitre II.

RÉPARTITION DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. RÉPARTITION DU GENRE *SPEOCYCLOPS*.

Nos connaissances concernant la systématique du genre *Speocyclops* demeurent encore imprécises et fragmentaires en dépit du nombre assez élevé de travaux qui lui ont été consacrés. Il semble qu'il repré-

Dans une mise au point récente, PETKOVSKI (1971) a placé *Speocyclops minutissimus* (KIEFER, 1933) dans le genre *Allocyclops* Kiefer, 1933. Il semble également que *Speocyclops yesoensis* Ito, 1954, ne doive

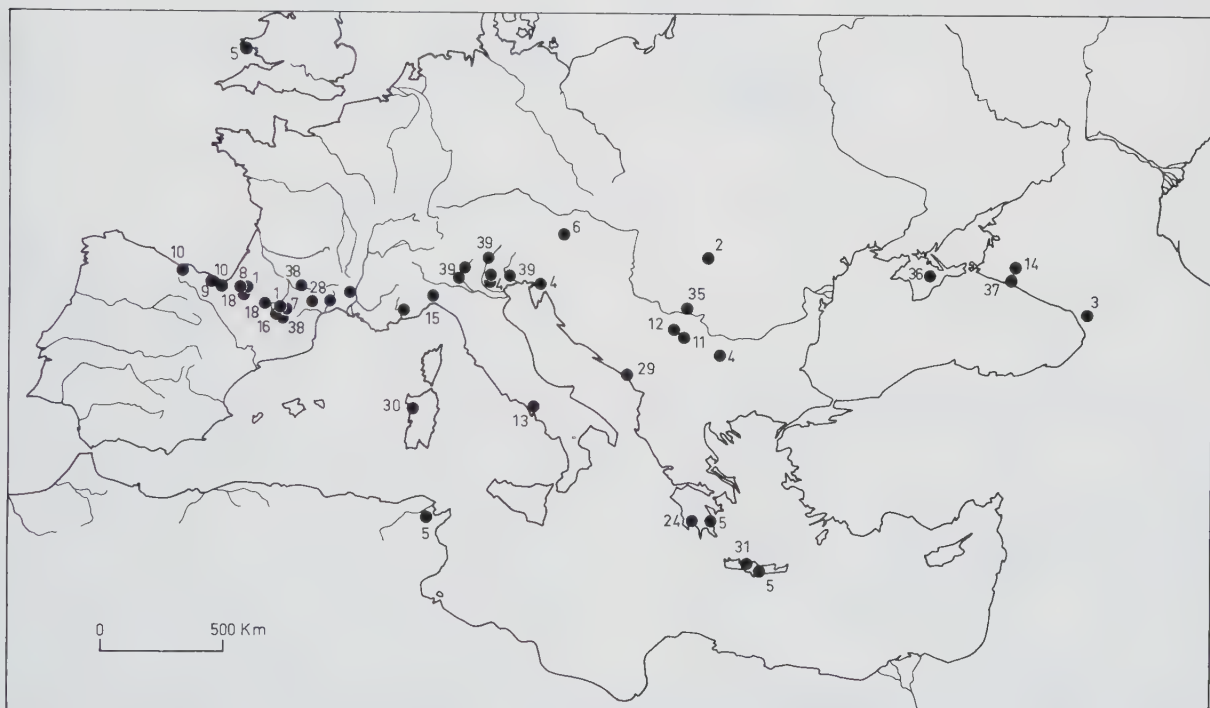


FIG. 1. — Répartition du genre *Speocyclops*.

sente un groupe soumis à un phénomène de micro-évolution intraspécifique (CHAPPUIS et KIEFER, 1952), comme en témoignent les sous-espèces reconnues dans les groupes *racovitzae* et *demetiensis*.

pas figurer dans ce genre ; une nouvelle diagnose serait nécessaire pour fixer exactement son statut.

Au total, vingt-six espèces et douze sous-espèces de *Speocyclops* sont actuellement connues ; elles se

répartissent comme il est indiqué ci-après (fig. 1, 3, 4) :

- 1 — *Sp. racovitzai* (Chappuis, 1923) : France.
- 2 — *Sp. troglodytes* (Chappuis, 1923) : Roumanie (Bihor), Yougoslavie (Serbie).
- 3 — *Sp. colchidanus* (Borutzky, 1930) : URSS (Caucase : Géorgie).
- 4 — *Sp. infernus* (Kiefer, 1930) : Italie (Vicenza), Yougoslavie (Istrie), Bulgarie.
- 5 — *Sp. demetiensis* (Scourfield, 1932) : Angleterre (Wales), Grèce (Phocide), Crète, Tunisie (1).
- 6 — *Sp. cerberus* (Chappuis, 1934) : Autriche (Lunz).

- 7 — *Sp. sisypus* Kiefer, 1937 : France.
- 8 — *Sp. orcinus* Kiefer, 1937 : France.
- 9 — *Sp. sebastianus* Kiefer, 1937 : Espagne (Guipuzcoa).
- 10 — *Sp. spelaeus* Kiefer, 1937 : Espagne (Guipuzcoa, Santander).
- 11 — *Sp. proserpinae* Kiefer, 1937 : Yougoslavie (Serbie).
- 12 — *Sp. plutonis* Kiefer, 1937 : Yougoslavie (Serbie).
- 13 — *Sp. italicus* Kiefer, 1938 : Italie (Campanie).
- 14 — *Sp. lussianus* Borutzky, 1950 : URSS (Caucase : Krasnodarsk).

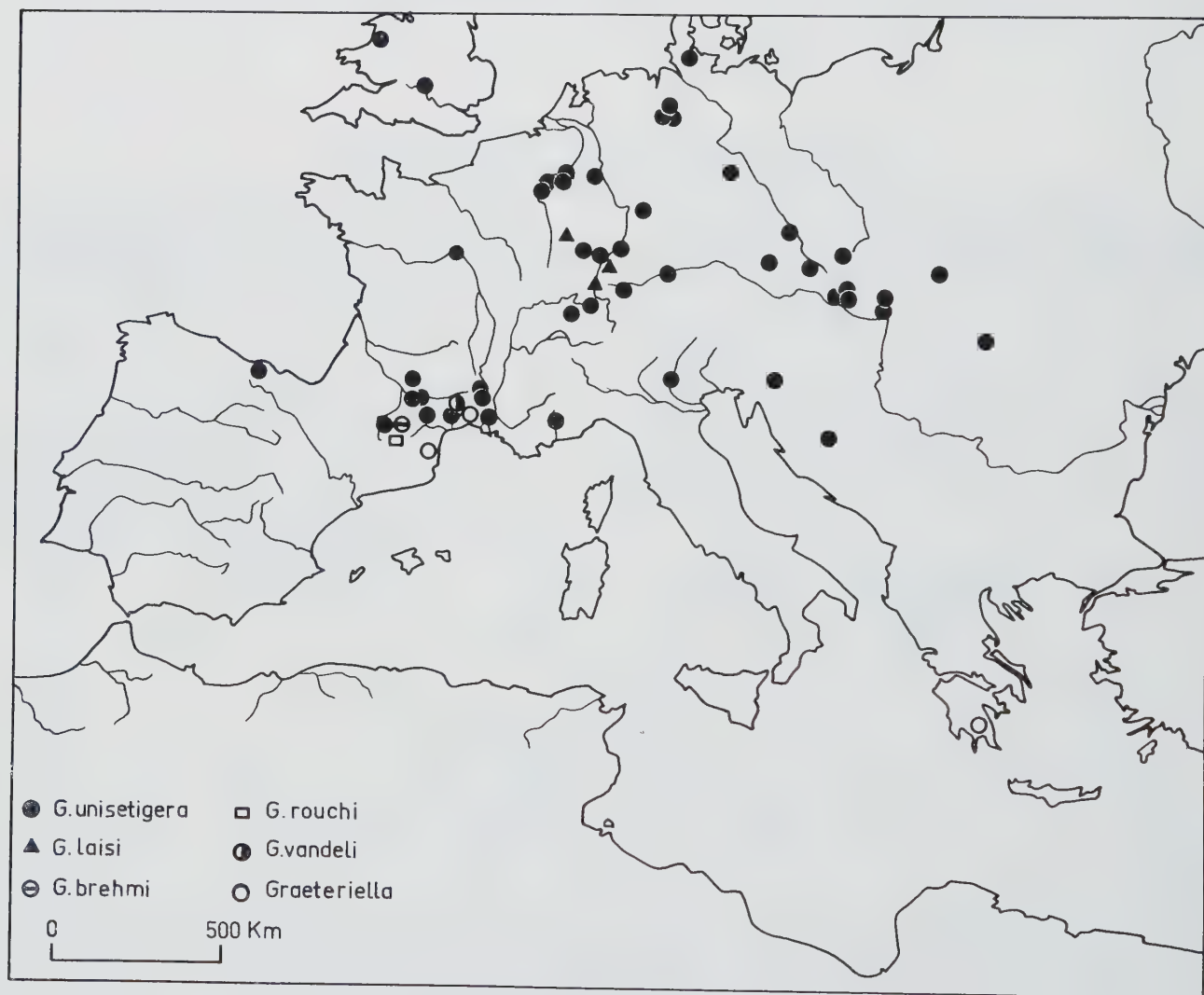


FIG. 2. — Répartition du genre *Graeteriella*.

(1) *Speocyclops demetiensis* de Tunisie a été récolté dans le sous-écoulement de plusieurs cours d'eau aux alentours d'Ain Draham ; je remercie M. Claude BERTHÉLEMY de m'en avoir confié l'étude.

- 15 — *Sp. franciscoloi* Brian, 1951 : Italie (Ligurie).
- 16 — *Sp. anomalus* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
- 17 — *Sp. arregladensis* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.

- 18 — *Sp. gallicus* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 19 — *Sp. racovitzai incerta* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 20 — *Sp. racovitzai sandetsi* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 21 — *Sp. racovitzai peyortensis* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 22 — *Sp. racovitzai noustensis* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 23 — *Sp. racovitzai liquensis* Chappuis et Kiefer, 1952 : France.
 24 — *Sp. demetiensis hellenicus* (Lindberg, 1952) : Grèce (Péloponèse).
 25 — *Sp. racovitzai gouillounensis* Kiefer, 1954 : France.
 26 — *Sp. racovitzai boscensis* Kiefer, 1954 : France.
 27 — *Sp. racovitzai sabartensis* Kiefer, 1954 : France.
 28 — *Sp. castereti* Lindberg, 1954 : France.
 29 — *Sp. montenigrinus* Petkovski, 1955 : Yougoslavie (Montenegro).
 30 — *Sp. sarduus* Lindberg, 1956 (a) : Sardaigne.
 31 — *Sp. creticus* Lindberg, 1956 (b) : Crète.
 32 — *Sp. demetiensis acrotirii* Lindberg, 1956 (b) : Crète.
 33 — *Sp. demetiensis dubiosus* Lindberg, 1956 (b) : Crète.
 34 — *Sp. demetiensis sitiae* Lindberg, 1956 (b) : Crète.
 35 — *Sp. lindbergi* Damian, 1957 : Roumanie (Banat).
 36 — *Sp. tauricus* Borutzky, 1965 : URSS (Crimée).

- 37 — *Sp. psezuapsensis* Borutzky, 1965 : URSS (Caucase : Krasnodarsk).
 38 — *Sp. kieferi* Lescher-Moutoué, 1968 : France.

A cette liste, il convient d'ajouter *Speocyclops* cf. *demetiensis* (39) signalé par KIEFER (1968) dans le sous-écoulement de divers affluents de rive gauche du Pô (Italie), ainsi que *Speocyclops* cf. *boscensis* (40) qui habite les eaux souterraines du versant nord des Pyrénées centrales (France).

Je soulignerai encore la découverte de *Speocyclops demetiensis* en Tunisie, première forme de ce genre indiquée pour le continent africain.

En conclusion, le genre *Speocyclops* occupe un vaste territoire. Ses limites sont représentées au nord par le pays de Galles et au sud par la Tunisie d'une part, à l'ouest par les Monts Cantabriques et à l'est par le Caucase d'autre part.

Seule l'espèce *Speocyclops demetiensis*, ainsi que les formes affines, a été rencontrée sur l'ensemble de l'aire de répartition du genre ; les autres espèces peuvent être considérées comme des endémiques strictes avec une seule exception : *Speocyclops racovitzai sensu lato* dont l'aire d'extension couvre tout le sud de la France (2).

II. RÉPARTITION DU GENRE *GRAETERIELLA*.

Le type du genre *Graeteriella* est *G. unisetigera* qui a été trouvée en de nombreuses stations. Limité depuis 1936 aux deux espèces *G. unisetigera* et *G. (Paragraeteriella) laisi*, ce genre s'est enrichi à partir de 1968 de trois nouvelles espèces.

Je donne ci-après la liste des représentants du genre *Graeteriella* et, en suivant, j'indique également leur répartition (fig. 2) :

- 1 — *G. unisetigera* (Graeter, 1908) : Angleterre, Belgique, Allemagne, Suisse, France, Espagne, Italie, Yougoslavie, Tchécoslovaquie, Roumanie.
 2 — *G. (Paragraeteriella) laisi* (Kiefer, 1936) (b) : Allemagne, France.
 3 — *G. brehmi* Lescher-Moutoué, 1968 (b) : France.
 4 — *G. rouchi* Lescher-Moutoué, 1968 (c) : France.
 5 — *G. (Paragraeteriella) vandeli* Lescher-Moutoué, 1969 : France.

Trois formes non encore décrites, doivent être ajoutées à cette liste : deux ont été découvertes en France et une en Grèce (leg. Bou) (3).

L'aire de répartition du genre *Graeteriella* couvre tous les pays d'Europe. La plupart des espèces connues sont des formes endémiques. Seule *G. unisetigera* a été récoltée dans toute l'Europe ; sa limite septentrionale atteint le Schleswig-Holstein (KULHAVY, 1967). Les captures de cette espèce ont été presque toutes effectuées dans les nappes phréatiques ou le milieu hyporhéique ; elles traduisent un mode de vie interstitiel caractéristique.

Des recherches ultérieures permettront peut-être de reconnaître l'originalité de ce groupe pour lequel nous ne possédons que de rares documents.

(2) et (3) Voir le chapitre suivant : Cyclopidés des eaux souterraines du sud de la France.

Chapitre III.

CYCLOPIDES DES EAUX SOUTERRAINES DU SUD DE LA FRANCE.

Plusieurs espèces de Cyclopidés ont été trouvées dans les eaux souterraines du sud de la France.

Dans la liste établie ci-dessous je citerai, dans chaque département, tout d'abord les stations déjà connues et qui ont fait l'objet de citations bibliographiques ; elles ont été obtenues pour la plupart grâce aux prospections de CHAPPUIS, de COIFFAIT et de LINDBERG (4).

Ensuite je mentionnerai les stations dont je dois la connaissance aux récoltes de ROUCH (Cyclopidés de

l'Ariège), de BOU (Cyclopidés du Tarn et de l'Ardèche), de TARRISSE (Cyclopidés de l'Aude et de l'Hérault) et de CALIMAN (Cyclopidés du massif de Sourroque, Ariège) ; elles m'ont permis de compléter les résultats de mes propres prospections qui, entreprises depuis 1964, ont été poursuivies jusqu'à ce jour.

La plupart des grottes citées figurent dans les énumérations de la série « Biospeologica » (5). Les stations nouvelles sont repérées par le nom de la commune sur le territoire de laquelle elles sont situées.

I. LISTE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES.

EUCYCLOPINAE Kiefer, 1927.

Genre *Macrocylops* Claus, 1893.

Macrocylops albidus (Jurine, 1820).

Espèce troglodite.

Tarn-et-Garonne — Grotte de Saint-Géry (BOU, 1966).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Sous-écoulement de l'Hérault en amont de la résurgence des Fontanilles (leg. ROUCH).

Genre *Eucylops* Claus, 1893.

Eucylops serrulatus (Fisher, 1851).

Espèce troglodite.

Ariège — Grotte inférieure du Queir (CHAPPUIS, 1933) ; grotte de Rieux (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte de Labouiche (LINDBERG, 1954) ; sources de Gesta, de Mis, de Sabart, de Lacourt, de la Muscadère, de Sarradère, émergence de la vallée du Canon (CALIMAN, 1967) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Résurgence de Las Hountas et du Maulo de Jaur (système du Baget) à Alas (leg. ROUCH).

— Résurgence de Moulis, fontaine de La Bièle à Moulis, source de Durban, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos.

(4) ANGELIER (1953) a récolté dans des sous-écoulements de cours d'eau nord-pyrénéens les Cyclopidés suivants : *Macrocylops albidus*, *M. distinctus* Richard, 1887, *Eucylops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclus viridis*, *A. vernalis*, *Diacyclops bicuspidatus*, *D. bicuspidatus odessanus*, *D. crassicaudis*, *D. languidus*, *D. languidoides*.

(5) Dans les « Archives de Zoologie expérimentale et générale », de 1907 à 1959.

Aude — Source de Fontmaure à Quillan, source de Soulatgé, résurgence de Cubières à Soulatgé (leg. BERTRAND).

Aveyron — Grotte de Dargilan (LINDBERG, 1954).

Dordogne — Abri de Laugerie-Basse (LINDBERG, 1954).

Gard — Résurgence de Sauve (leg. ROUCH).

Haute-Garonne — Grotte de Gargas (LINDBERG, 1954) ; système karstique du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Source du Jaur, grotte de La Devèze (LINDBERG, 1954) ; système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Event de Lédoui (leg. TARRISSE) ; nappe phréatique de l'Hérault à Maugio (leg. GOURBAULT) ; résurgence à Saint-Jean-de-Buèges (leg. ROUCH).

Lot — Grotte de Lacave, gouffre de Padirac (LINDBERG, 1954).

Pyrénées-Atlantiques — Résurgence de l'Œil-du-Nééz à Rébénacq.

Hautes-Pyrénées — Grotte de Médous (LINDBERG, 1954).

Tarn — Source de la Mouline du Gô à Albi (BOU, 1968 *b*).

Tarn-et-Garonne — Grotte de Saint-Géry (BOU, 1966).

Genre *Tropocyclops* Kiefer, 1927.

Tropocyclops prasinus (Fisher, 1860).

Espèce troglène.

Ariège — Grotte de Labouiche (LINDBERG, 1954).

— Résurgence de Moulis, résurgence de Las Hountas à Alas, source de Durban.

Dordogne — Grotte du Grand Roc (LINDBERG, 1954).

Haute-Garonne — Système karstique du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Source du Jaur (LINDBERG, 1954).

Lot — Source de Lacave, gouffre de Padirac (LINDBERG, 1954).

Tarn-et-Garonne — Grotte de Saint-Géry (BOU, 1966).

Genre *Paracyclops* Claus, 1893.

Paracyclops fimbriatus (Fisher, 1853).

Espèce troglophile.

Ariège — Grotte de Rieux, aven de Sainte-Catherine (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte de Labouiche (LINDBERG, 1954) ; émergences à Moulis, à Montfaucon, au Plagnol-de-la-Plagne, à Eycheil, à Gamas, source de Lacourt, émergences de la vallée du Canon, abreuvoir de Castérot, source et fontaine de La Bièle, sources de Sarradère (CALIMAN, 1967) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Cigalère des Trinquets à Lacourt (leg. BOU) ; résurgence de Las Hountas et du Maulo-de-Jaur à Alas (leg. ROUCH) ; gouffre de la Coume Ferrat à Alas (leg. MAGNIEZ).

— Résurgence de Moulis, source de Jouan-d'Arauc à Moulis, source de Cap-de-Tir à Moulis, source de Rieu-Frech à Moulis, source du col de la Marte à Moulis, source de Rames à Moulis, source de Campet à Moulis, source de Millas à Eycheil, source de Durban, grotte de l'Estelas,

sous-écoulement du Sour à Remillasse à Moulis, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos, galerie de captage de Couflens à Seix.

Aude — Source de Fontmaure à Quillan, source de la Calmette à Bélesta, résurgence de Cubières à Soulatgé, source du col du Tribu à Cucugnan (leg. BERTRAND).

Dordogne — Grotte du Grand Roc (LINDBERG, 1954).

Haute-Garonne — Grotte du Goueil-di-Her (CHAPPUIS, 1933) ; résurgences du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

— Grotte de Riusec supérieure, résurgence de la Hount-des-Heretchos à Arbas.

Hérault — Grotte de La Devèze (LINDBERG, 1954) ; système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Grotte de Limousis (leg. TARRISSE) ; grotte d'Opoul (leg. BERTRAND).

Lot — Grotte de Lacave, gouffre de Padirac (LINDBERG, 1954).

Pyrénées-Atlantiques — Grotte de Compagnaga Lecia, grotte d'Oxibar (CHAPPUIS, 1933) ; grotte de Bétharram (LINDBERG, 1954).

Hautes-Pyrénées — Grotte du Bedat (CHAPPUIS, 1933) ; grotte de Médous (LINDBERG, 1954).

— Grottes de l'Eglise et de la route de l'Arize à Nistos.

Tarn — Aven de Roussario, captages de Cordes (BOU, 1966) ; source de la Mouline du Gô, puits de Mazicou (BOU, 1968 *b*).

— Source de Malsang et captage de Roussac, à Albi (leg. BOU).

CYCLOPINAE Kiefer, 1927.

Genre *Cyclops* Müller, 1776.

Cyclops strenuus Fisher, 1851.

Espèce troglène.

Tarn — Source de Lauzet (BOU, 1968 *b*).

— Captage de Roussac à Albi (leg. BOU).

Genre *Acanthocyclops* Kiefer, 1927.

Acanthocyclops vernalis (Fisher, 1853).

Espèce troglophile.

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

Acanthocyclops robustus (SARS, 1863).

Espèce troglène.

Ariège — Résurgence de Moulis, grotte de Tourtouse.

Tarn — Grotte de Lautanel (BOU, 1966).

Acanthocyclops venustus (Norman et Scott, 1906).

Espèce troglophile.

Ariège — Résurgence de Las Hountas à Alas (leg. ROUCH).

Isère — Grotte de La Balme (DUSSART, 1969).

Acanthocyclops stammeri westphalicus Kiefer, 1931.

Espèce troglobie.

Ariège — Sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Résurgence de Moulis.

Bouches-du-Rhône — Nappe phréatique de la Durance à Senas (leg. Bou).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Sous-écoulement de l'Hérault en amont de la résurgence des Fontanilles (leg. ROUCH).

Acanthocyclops rhenanus Kiefer, 1936 (a).

Espèce troglobie.

Bouches-du-Rhône — Nappe phréatique de la Durance (leg. Bou).

Gard — Nappe phréatique du Gardon d'Alès à Saint-Hilaire-de-Brethmas.

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

Acanthocyclops (Megacyclops) viridis (Jurine, 1820).

Espèce troglophile.

Ariège — Source de Sabart, émergences de la vallée du Canon (CALIMAN, 1967).

— Résurgence de Las Hountas à Alas (leg. ROUCH).

— Résurgence de Moulis, source de Durban, grotte de Peyort.

Aude — Grotte de Soulatgé (leg. MAGNIEZ) ; source de Fontmaure à Quillan (leg. BERTRAND).

Gard — Résurgence de Sauve (leg. ROUCH).

Haute-Garonne — Système karstique du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Source du Jaur (LINDBERG, 1954).

— Sous-écoulement de l'Hérault en amont de la résurgence des Fontanilles (leg. ROUCH).

Lot — Grotte de Lacave, gouffre de Padirac (LINDBERG, 1954).

Pyrénées-Atlantiques — Grotte de Bétharram (LINDBERG, 1954).

Tarn — Souterrain du Verdier, grotte du Lautanel (Bou, 1966) ; puits tubé de Mazicou (Bou, 1968 b).

Acanthocyclops (Megacyclops) brachypus Kiefer, 1954.

Espèce troglobie (?).

Aude — Grotte de l'Ancre (KIEFER, 1954).

Tarn-et-Garonne — Grotte de Bèze (KIEFER, 1954).

Genre *Diacyclops* Kiefer, 1927.

Diacyclops bicuspidatus (Claus, 1857).

Espèce troglaxène.

Ariège — Source de La Fagale au Mas-d'Azil.

Isère — Grotte de La Balme (DUSSART, 1969).

Diacyclops bicuspidatus odessanus (Schmankevitch, 1875).

Espèce troglaxène.

Aude — Grotte de l'Ancre (KIEFER, 1954).

Lot — Gouffre de Padirac (LINDBERG, 1954).

Diacyclops bisetosus (Rehberg, 1880).

Espèce troglaxène.

Ariège — Sources à Montfaucon, de Pallairou, du Plagnol-de-la-Plagne, à Gamas, à Millas, à Lacourt, puits du Cap de la Pène (CALIMAN, 1967) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

Gard — Grotte de Trabuc (leg. TARRISSE).

Haute-Garonne — Grotte du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

Pyrénées-Orientales — Barenc de Perillos (KIEFER, 1954).

Diacyclops crassicaudis (Sars, 1863).

Espèce troglaxène.

Hérault — Grotte du Sergent (leg. TARRISSE).

Tarn — Grotte-aven de Rochas (leg. Bou).

Diacyclops languidus (Sars, 1863).

Espèce troglaxène.

Ardèche — Grotte de la Padelle à Casteljau, nappe phréatique du Chassezac à Saint-Alban-sous-Sampzon.

Ariège — Résurgence de Moulis, source de Durban, grotte de Labouiche, sous-écoulement du Sour à Remillasse à Moulis.

Haute-Garonne — Grotte du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

Tarn — Puits du Gô à Albi (Bou, 1968 b).

— Source de la gare à Courris (leg. Bou).

Diacyclops languidoides (Lilljeborg, 1901).

Espèce troglaxène.

Ariège — Source de Millas (CALIMAN, 1967) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Résurgence de Las Hountas à Alas (leg. ROUCH).

— Grotte de Sainte-Catherine, résurgence de Moulis, sous-écoulement du Lez, du Sour, du Salat, source de Durban.

Aude — Source de Fontmaure à Quillan (leg. BERTRAND).

Gard — Résurgence de Sauve (leg. ROUCH).

Haute-Garonne — Système karstique du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Hérault — Balma del Single (KIEFER, 1954) ; système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Sous-écoulement de l'Hérault à Cessenon, à Tarassac (leg. TARRISSE) ; nappe phréatique de l'Hérault à Maugio (leg. GOURBAULT) ; résurgence du Pont-de-Bertrand, sous-écoulement de l'Hérault en amont de la résurgence des Fontanilles (leg. ROUCH).

Pyrénées-Atlantiques — Sous-écoulement de la Bidouze à Saint-Just-Ibarre.

Hautes-Pyrénées — Grotte de l'Eglise à Bas-Nistos (CHAPPUIS, *in litt.*).

Tarn — Sous-écoulement du Tarn à Courris (BOU, 1968).

Genre *Microcyclops* Claus, 1893.

Microcyclops rubellus (Lilljeborg, 1901).

Espèce troglodyte.

Dordogne — Abri de Laugerie-Basse (LINDBERG, 1954).

Genre *Speocyclops* Kiefer, 1937.

Speocyclops racovitzai (Chappuis, 1923).

Espèce troglodyte.

Ariège — Grotte de Gourgue près Montardit (CHAPPUIS, 1956) ; sources de Camarade et de La Fagale au Mas-d'Azil, grotte de l'Eychartou, grotte Foulquier, grotte de Montagne, grotte de Niaux, grotte Papy, grotte du Portel, grotte de Rieufourcant, grotte de Rivèrenet, grotte de Rogalle, grotte de Sabouche, grotte de Tourtouse, grotte du Tuc d'Audoubert, grotte de l'Herm (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967) ; source de Millas, source dans la vallée de Carbalasse (CALIMAN, 1967) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Gouffre de la Coume Ferrat à Alas (leg. MAGNIEZ) ; source de Rieupregon à Massat (leg. BOUILLON).

— Source de Durban, sous-écoulement du Sour à Remillasse à Moulis, sous-écoulements du Lez et de l'Hers, grotte de l'Estelas.

Aude — Grotte de l'Homme-Mort (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

Haute-Garonne — Grotte de la Bouhadère, grotte du Goueil-di-Her, grotte de la Marbrière, grotte de Montchac (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967) ; résurgences du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

— Grottes de Riusec supérieure et inférieure, grotte avec rivière de Saint-Paul, grotte de Gourgue, résurgence de la Hount-des-Heretchos.

Pyrénées-Atlantiques — Grotte de Bétharram (CHAPPUIS, 1923) ; grotte des Chèvres au col d'Oxibar, grotte du Cercle Magique, grotte de la Croix des Souris, grotte de la Nive à Béhérobie, grotte d'Oxibar, gouffre de la Pierre-Saint-Martin, grotte de Suhare (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

— Grotte d'Aussurucq, grotte des Cerisiers, grotte de Compagnaga Lecia.

Hautes-Pyrénées — Grotte de la Palle (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; tunnel SNCF de la vallée d'Aure, grotte de l'Haïouat-de-Pelou (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

Tarn — Grotte des Trois-Cloches (BOU, 1966).

— Grotte de la Pyramide.

Speocyclops racovitzai incerta Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglodyte.

Ariège — Grotte de Hount-Santo (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte des Sarragines (KIEFER, 1954).

Speocyclops racovitzai sandetsi Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglodyte.

Ariège — Grotte de Sandets (= Aubert) (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte du Cap-de-la-Bouiche, grotte du Tuc-des-Mandres (LESCHER-MOUTOUÉ, 1970).

— Cigalère des Trinquets (leg. BOU).

— Système karstique de Moulis, fontaine et source de La Bièle à Moulis, sources de Jouan-d'Arau, de la Marte et de Campet à Moulis, Poudac de la Baousse, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos.

Speocyclops racovitzai peyortensis Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglodyte.

Ariège — Grotte de Peyort (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte de la carrière de Montgautin (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

Haute-Garonne — Grotte de Lespugne (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

Speocyclops racovitzai noustensis Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglodyte.

Ariège — Grotte de Noustens (CHAPPUIS et KIEFER, 1952).

Speocyclops racovitzai liquensis Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglodyte.

Ariège — Aven de Sainte-Catherine, grotte de Liqué (CHAPPUIS et KIEFER 1952) ; grotte de Payssa (KIEFER, 1954).

— Résurgence de Las Hountas et du Maulo-de-Jaur à Alas (leg. ROUCH).

— Source de Cap-de-Tir à Moulis.

Speocyclops racovitzai gouillounensis Kiefer, 1954.

Espèce troglodyte.

Haute-Garonne — Grotte de Gouillou, grotte de Terre-Blanche (KIEFER, 1954).

Speocyclops racovitzai boscensis Kiefer, 1954.

Espèce troglodyte.

Tarn-et-Garonne — Grotte du Bosc, grotte de Bèze (KIEFER, 1954).

Speocyclops racovitzai cf. *boscensis* Kiefer, 1954.

Espèce troglodyte.

Ariège — Ecoulements de subsurface près de la grotte de Moulis (leg. DELAY).

— Résurgence de Moulis, fontaine et source de La Bièle à Moulis, source de Jouan-d'Arau à Moulis, écoulements de subsurface sur la route de Montfaucon, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos.

Speocyclops racovitzai sabartensis Kiefer, 1954.

Espèce troglobie.

Ariège — Grotte de Sabart (KIEFER, 1954).

Speocyclops castereti Lindberg, 1954.

Espèce troglobie.

Hérault — Grotte de la Devèze (LINDBERG, 1954).

— Grotte de la Trayolle à Courniou (leg. BOU).

Speocyclops sisypheus Kiefer, 1937.

Espèce troglobie.

Ariège — Grotte du Queir inférieur (CHAPPUIS, 1933).

Speocyclops anomalus Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglobie.

Ariège — Grotte de l'Estelas (CHAPPUIS et KIEFER, 1952).

— Résurgence de Las Hountas à Alas (leg. ROUCH).

— Fontaine de La Bièle et source de Jouan-d'Arau à Moulis, résurgence de Moulis, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos.

Haute-Garonne — Grotte du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970).

Speocyclops kieferi Lescher-Moutoué, 1968.

Espèce troglobie.

Ariège — Ecoulements de subsurface de La Crouzette, source de Millas, source de Gammas, source dans la vallée du Canon, source de Rieufrech (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 a) ; sous-écoulement du Nert (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

— Résurgence de Las Hountas à Alas (leg. ROUCH).

Tarn — Source de Malsang à Albi (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 a).

Speocyclops arregladensis Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglobie.

Pyrénées-Atlantiques — Grotte d'Arreglade (CHAPPUIS et KIEFER, 1952) ; grotte d'Iguière, grotte de Malarode (KIEFER, 1954).

Speocyclops orcinus Kiefer, 1937.

Espèce troglobie.

Pyrénées-Atlantiques — Grotte d'Iribéri (CHAPPUIS, 1933).

Speocyclops gallicus Chappuis et Kiefer, 1952.

Espèce troglobie.

Haute-Garonne — Grotte de Boussens (leg. COIFFAIT).

Hautes-Pyrénées — Grotte de Moumouch (= Tute du Chef) (CHAPPUIS et KIEFER, 1952).

— Grotte des Tignahustes.

Speocyclops.

Genre troglobie.

Espèces en cours d'étude.

Alpes-Maritimes — Baume du Colombier à Roquefort.

Ardèche — Aven-grotte de Rochas (leg. BOU).

— Baume Saint-Arnaud à Les Vans, grotte des Huguenots à Vallon-Pont-d'Arc, grotte de la Padelle à Casteljau, aven d'Orgnac.

Ariège — Grotte des Trois-Frères à Montesquieu-Avantès (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967).

Aude — Grotte de Villanière.

Gard — Grotte de Trabuc (leg. TARRISSE).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

— Baume Cellier (leg. TARRISSE) ; nappe phréatique de l'Hérault à Brissac (leg. ROUCH).

— Balma del Single.

Tarn — Aven de Pouzergues, grotte des Anglais (BOU, 1966) ; Igue de Combes, aven des Arandies, aven de Grèzes, sous-écoulement du Tarn à Marsal et à Trebas (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967) ; sous-écoulement du Tarn à Courris et à Ambialet (BOU, 1968 b).

Genre *Mesocyclops* Kiefer, 1927.

Mesocyclops (Thermocyclops) delamarei

Lescher-Moutoué, 1971.

Espèce troglobie.

Gard — Résurgence de Sauve (LESCHER-MOUTOUÉ, 1971).

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (LESCHER-MOUTOUÉ, 1971).

Genre *Graeteriella* Brehm, 1926.

Graeteriella unisetigera (Graeter, 1910).

Espèce troglobie.

Alpes-Maritimes — Grotte de la Foux à Lucéram.

Ardèche — Sous-écoulement du Chassezac à Casteljau, nappe phréatique du Chassezac à Grospierres et à Saint-Alban-sous-Sampzon, nappe phréatique de l'Ardèche au niveau de Midroi à Sainte-Remèze.

Ariège — Sous-écoulement du Lez à Moulis, résurgence de Moulis.

Gard — Sous-écoulement du Gard au Pont-du-Gard.

Hérault — Grotte de La Devèze (LINDBERG, 1954) ; système karstique des Cent-Fons (ROUCH *et al.*, 1968).

Tarn — Sous-écoulement du Tarn à Marsal (LESCHER-MOUTOUÉ, 1967) ; sous-écoulement du Tarn à Ambialet (Bou, 1968 b).

— Sous-écoulement de l'Aveyron à Saint-Antonin (leg. Bou).

Deux stations nouvelles situées l'une dans le Loiret (sous-écoulement de la Loire, leg. BERTRAND), l'autre dans les Vosges (sous-écoulement de la Plaine à Celles-sur-Plaine), sont également notées sur la carte de répartition du genre *Graeteriella* (fig. 2).

— Fontaine de La Bièle à Moulis, résurgence de Moulis, source du col de la Marte et sources de Campet à Moulis, résurgence de la Tute-de-Jovis à Alos.

Graeteriella sp.

Espèce troglobie.

Gard — Nappe phréatique du Gardon d'Alès à Saint-Hilaire-de-Brethmas.

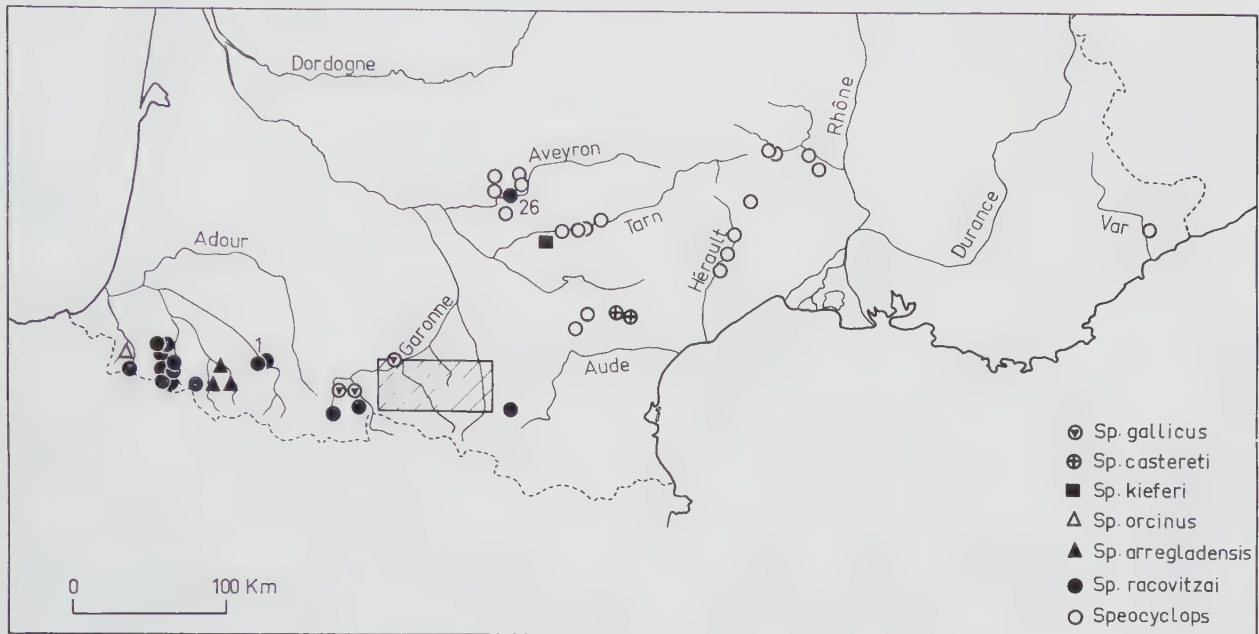


FIG. 3. — Répartition du genre *Speocyclops* dans le sud de la France.

Graeteriella rouchi Lescher-Moutoué, 1968.

Espèce troglobie.

Ariège — Sous-écoulement du Nert (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 c).

Ariège — Sous-écoulement du ruisseau d'Estours à Seix.

Graeteriella brehmi Lescher-Moutoué, 1968.

Espèce troglobie.

Ariège — Nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau, source de Cap-de-Tir (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 b).

Graeteriella (*Paragraeteriella*) *vandeli*

Lescher-Moutoué, 1969.

Espèce troglobie.

Hérault — Système karstique des Cent-Fons (LESCHER-MOUTOUÉ, 1969).

Graeteriella (*Paragraeteriella*) sp.

Espèce troglobie.

Pyrénées-Orientales — Grotte d'Opoul (leg. BERTRAND).

II. CONCLUSIONS.

Au total, ce sont donc quarante et une espèces ou sous-espèces de Cyclopidés qui occupent les eaux souterraines de dix-sept départements du sud de la France. Cinq d'entre elles sont des espèces troglo-

philes : *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops vernalis*, *A. venustus* et *A. (Megacyclops) viridis*. En ce qui concerne *E. serrulatus*, que la plupart des auteurs avaient considérée comme

une forme troglodyte (CHAPPUIS, 1933 ; DUSSART, 1969), on peut admettre dorénavant, en raison de sa présence régulière dans les eaux souterraines où elle forme des populations abondantes comprenant des individus à tous les stades de développement, qu'il s'agit d'une espèce troglodyte. Toutes ces espèces ont une aire de répartition cosmopolite.

toutes les sous-espèces de ce groupe sont endémiques ; il n'en est pas de même pour les autres espèces du genre.

Nous retrouvons pour le genre *Graeteriella* des conclusions identiques. Les recherches entreprises ces dernières années ont permis de mettre en évi-

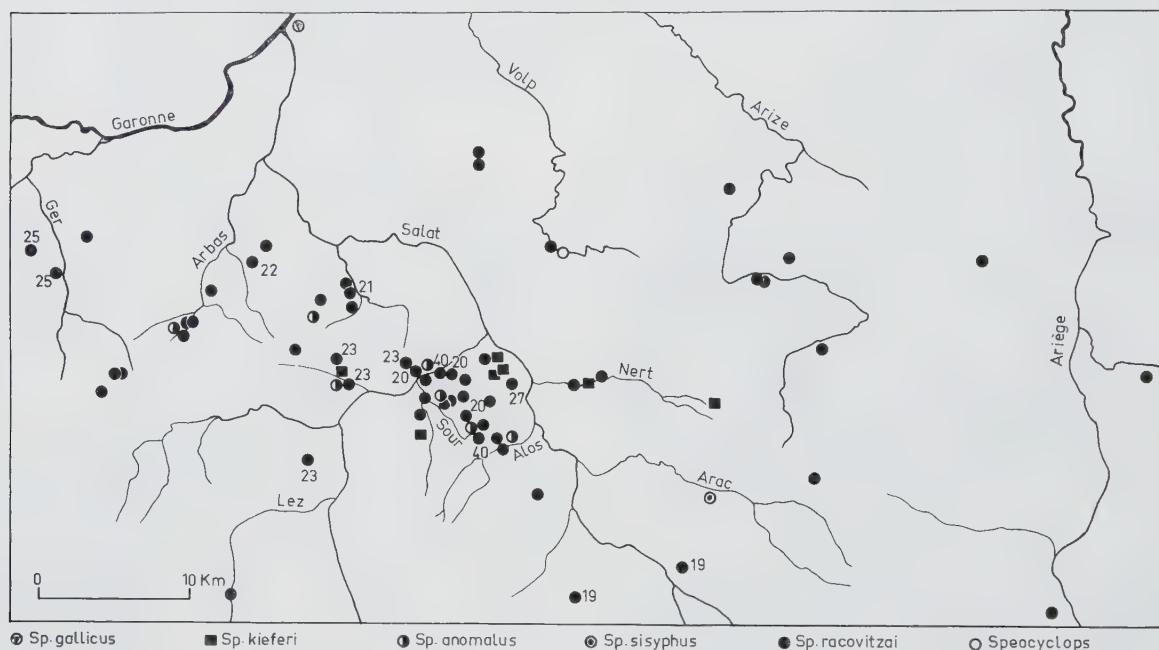


FIG. 4. — Répartition du genre *Speocyclops* dans les Pyrénées ariégeoises.

Vingt-cinq des espèces recensées sont troglodytes : *Acanthocyclops stammeri westphalicus*, *A. rhenanus*, *A. (Megacyclops) brachypus*, *Mesocyclops (Thermocyclops) delamarei*, dix-sept espèces et sous-espèces du genre *Speocyclops* et quatre espèces du genre *Graeteriella*.

Le genre *Speocyclops* est donc particulièrement bien représenté dans mes récoltes. Les cartes de répartition des stations dans le sud de la France (fig. 3) et dans les Pyrénées ariégeoises (fig. 4) rendent compte de leur fréquence dans les eaux souterraines de ces régions. Si les *Speocyclops* du groupe *racovitzi* sont signalés depuis la côte atlantique jusqu'à la bordure méridionale du massif Central,

densité des populations de *G. unisetigera* dans le sous-écoulement de nombreuses rivières ; les autres espèces du genre sont nettement endémiques (fig. 2).

Ainsi, avant 1964, ne connaissait-on que vingt-quatre stations pour le genre *Speocyclops* et une seule pour le genre *Graeteriella* ; depuis cette date, les prospections, tant dans les grottes que dans les nappes phréatiques ou les sous-écoulements de rivières, ont révélé l'existence de cent treize et vingt-quatre stations nouvelles pour ces deux genres. L'aire d'extension des Cyclopides hypogés dans les eaux du sud de la France s'est donc considérablement accrue, en même temps que se faisait jour leur richesse qualitative.

DEUXIÈME PARTIE.

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

SOMMAIRE.

INTRODUCTION	451
--------------------	-----

CHAPITRE IV.

DONNÉES SUR LA REPRODUCTION.

I. Anatomie de l'appareil génital, accouplement, spermatophores	452
A. Organes génitaux de la femelle	452
B. Organes génitaux du mâle	452
C. L'accouplement	452
D. Les spermatophores	453
II. La ponte	454
A. Nombre d'œufs pondus par les Cyclopidés hypogés	454
1. Etude du nombre d'œufs renfermés dans le sac ovigère	454
2. Etude de la ponte en l'absence de sacs ovigères	455
a. Sur l'absence de sacs ovigères chez quelques Copépodes épigés	455
b. Sur l'absence de sacs ovigères chez certains Cyclopidés hypogés	455
— <i>Speocyclops racovitzai</i> .	
— <i>Speocyclops gallicus</i> .	
— <i>Acanthocyclops stammeri westphalicus</i> .	
c. Conclusions	456
3. Déroulement des pontes de <i>Speocyclops gallicus</i>	456
4. Conclusions	458
B. Taille des œufs des Cyclopidés hypogés	458
III. Conclusions	459

CHAPITRE V.

NOMBRE DE STADES NAUPLIENS
CHEZ LES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. Nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés.	460
II. Nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés hypogés : données morphologiques	462
A. Techniques	462
B. Genre <i>Speocyclops</i>	462
C. Genre <i>Graeteriella</i>	462
III. Nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés hypogés : données biométriques	462
A. Techniques	462
B. <i>Speocyclops gallicus</i>	463
C. <i>Graeteriella unisetigera</i>	464
IV. Conclusions	464

CHAPITRE VI.

ETUDE MORPHOLOGIQUE
DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

I. Développement postembryonnaire de <i>Speocyclops gallicus</i>	465
1. Stades naupliens	465
2. Stades copépodites	468
II. Développement postembryonnaire de <i>Speocyclops racovitzai</i>	469
1. Stades naupliens	469
2. Stades copépodites	471

III. Développement postembryonnaire de <i>Graeteriella unisetigera</i>	471
1. Stades naupliens	471
2. Stades copépodites	473
IV. Développement de l'antennule des espèces appartenant aux genres <i>Speocyclops</i> et <i>Graeteriella</i>	473
V. Conclusions	477

CHAPITRE VII.

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

I. Durée du développement des œufs depuis la ponte jusqu'à l'éclosion	478
1. <i>Speocyclops gallicus</i>	479
2. <i>Speocyclops racovitzai</i> (forme des Trois-Cloches)	479
3. <i>Speocyclops racovitzai</i>	479
4. <i>Graeteriella unisetigera</i>	490
5. <i>Acanthocyclops stammeri westphalicus</i>	480
6. Remarques et conclusions	480
II. Durée du développement postembryonnaire ...	481
A. <i>Speocyclops gallicus</i>	481
1. Stades naupliens	481
a. Durée de vie des stades naupliens	481
b. Durée totale du développement des nauplii	481
2. Stades copépodites	481
a. Durée de vie des stades copépodites ..	481
b. Durée totale du développement des copépodites	482
3. Durée du développement postembryonnaire et conclusions	482
B. Autres Cyclopidés hypogés	482
1. <i>Speocyclops racovitzai</i>	482
2. <i>Graeteriella unisetigera</i>	482
C. Conclusions	483
III. Courbe de développement ; durée totale du développement	483
1. <i>Speocyclops gallicus</i>	483
2. <i>Speocyclops racovitzai</i>	483
3. <i>Graeteriella unisetigera</i>	483
4. Remarques concernant la première ponte des Cyclopidés hypogés	484
IV. Conclusions	485

CHAPITRE VIII.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS.

I. Influence de différentes températures constantes sur le développement de l'œuf de <i>Speocyclops gallicus</i>	486
--	-----

A. Durée du développement des œufs à des températures comprises entre 4°C et 20°C	486
B. Résistance des nauplii 1 vis-à-vis des températures supérieures à 16,5°C	488
II. Comparaisons entre Cyclopidés épigés et hypogés ; conclusions	488

CHAPITRE IX.

CYCLE SAISONNIER DE REPRODUCTION :
OBSERVATIONS EN ÉLEVAGE ET DANS LA NATURE.

I. Cycle saisonnier de reproduction en élevage ...	491
A. Reproduction de <i>Speocyclops gallicus</i>	491
1. Elevages	491
2. Répartition des éclosions au cours de l'année	491
B. Reproduction de <i>Speocyclops racovitzai</i>	492
1. Elevages	492
2. Répartition des éclosions au cours de l'année	492
C. Reproduction de <i>Graeteriella unisetigera</i> ..	493
1. Elevages	493
2. Répartition des éclosions au cours de l'année	493
3. Succession des générations	493
D. Conclusions	494
II. Cycle saisonnier de reproduction dans la nature.	494
A. Cycle de <i>Speocyclops racovitzai</i>	494
1. Evolution de la population établie dans le système karstique de La Bièle	494
2. Evolution de la population établie dans la nappe superficielle suspendue de Jouand'Arau	497
B. Cycle de <i>Graeteriella brehmi</i>	498
1. Evolution de la population établie dans le système karstique de La Bièle	498
2. Evolution de la population établie dans la nappe superficielle suspendue de Jouand'Arau	500
C. Discussion des résultats et conclusions	500
III. Conclusions : périodicité de reproduction des Copépodes hypogés et comparaisons avec d'autres Crustacés troglobies	501

INTRODUCTION.

Nos connaissances concernant la biologie de la reproduction et du développement chez les Copépodes hypogés sont encore réduites et les premières études approfondies concernent seulement les Harpacticides (ROUCH, 1961, 1967, 1968 a).

Les Cyclopidés hypogés ont fait l'objet de quelques observations fragmentaires relatives à la présence ou à l'absence de sacs ovigères, à la morphologie des spermatophores, à la réduction du nombre d'œufs ; par ailleurs quelques stades naupliens ont été décrits (GRAETER, 1910 ; CHAPPUIS, 1920 ; SCOURFIELD, 1932). En 1965, j'ai abordé l'étude des modalités de la reproduction et du développement postembryonnaire en entreprenant l'élevage de *Speocyclops racovitzai* (LESCHER - MOUTOUÉ, 1965, 1966). C'est à la même époque que PLESA (1967, 1969) effectuait dans la grotte Vadu-Crisului des prélèvements réguliers qui lui permettaient de définir les périodes d'activité reproductrice d'*Acanthocyclops kieferi*.

Il convenait donc d'étudier de façon approfondie la biologie des Cyclopidés hypogés, afin de replacer, dans un cadre général, les données antérieures relatives à ce groupe et de pouvoir, en outre, établir des termes de comparaison avec les autres formes hypogées.

Dans la deuxième partie de cet ouvrage seront envisagés les aspects suivants :

- les modalités de la reproduction ;
 - l'étude morphologique et la durée du développement postembryonnaire ;
 - l'influence de différentes températures sur la durée du développement de l'œuf ;
 - le cycle saisonnier de reproduction établi à partir des résultats d'élevages et des données découlant de l'analyse de populations.
-

Chapitre IV.

DONNÉES SUR LA REPRODUCTION.

I. ANATOMIE DE L'APPAREIL GÉNITAL, ACCOUPLEMENT, SPERMATOPHORES.

L'anatomie des organes génitaux des Cyclopidés sera décrite tout d'abord en tenant compte des travaux de MATSHECK (1910), de WALTER (1922), de HEBERER (1926) et de LANG (1948).

A. Organes génitaux de la femelle.

L'ovaire impair est situé dans la partie antérieure du céphalothorax ; il est en relation avec deux oviductes qui s'ouvrent à l'extérieur, de part et d'autre du segment génital, au niveau des pores génitaux. A l'extrémité distale des oviductes s'insèrent deux très fins canalicules qui communiquent avec le réceptacle séminal, près du pore médian. Les spermatozoïdes empruntent ces canalicules et fécondent les ovules renfermés dans les oviductes. Les œufs sont ensuite expulsés et, comme c'est le cas général chez les Cyclopidés, s'agglutinent pour former des sacs ovigères. Des glandes situées dans la paroi de l'extrémité distale des oviductes sont probablement à l'origine de la sécrétion qui assure la formation des sacs ovigères.

B. Organes génitaux du mâle.

Le testicule impair occupe une position dorsale dans le céphalothorax ; sa partie postérieure s'étire jusqu'au premier segment thoracique. Les deux canaux déférents dessinent une large boucle qui atteint parfois le quatrième segment thoracique ; ils remontent ensuite jusqu'au niveau de la tête ; ils s'ouvrent à l'extérieur par les pores génitaux, au niveau de la sixième paire de pattes. L'extrémité des canaux déférents s'élargit dans le segment génital. HEBERER (1926) nomme « Kittdrüse » la cavité ainsi formée ; c'est là que s'achève la formation des spermatophores, à laquelle participent les cellules sécrétrices des canaux déférents.

C. L'accouplement.

L'accouplement des formes épigées est bien connu grâce aux travaux de HOLMES (1909) sur *Paracyclops fimbriatus*, de WALTER (1922) sur *Acanthocyclops viridis* et plus récemment de SZLAUER (1959 a et b) sur *Cyclops kolensis*.

Inconnu jusqu'ici chez les Cyclopidés hypogés, le mode d'accouplement que j'ai observé dans les élevages poursuivis dans la grotte-laboratoire de Moulis chez *Speocyclops racovitzai*, *Sp. gallicus* et *Graeteriella unisetigera*, est tout à fait comparable à celui des formes épigées.

Je décrirai ici l'accouplement de *Speocyclops gallicus* dont j'ai suivi le déroulement le 26 mai 1966 entre deux individus issus d'une ponte isolée le 24 février précédent. Le mâle, après avoir saisi la femelle au niveau des soies furcales avec ses antennules préhensiles, remonte en s'aidant de celles-ci le long du corps de la femelle pour s'accrocher enfin à la quatrième paire de pattes natatoires. Les deux individus se font face. Le mâle se retenant alternativement tantôt par l'une ou l'autre des antennules, tantôt par les deux, nage énergiquement et entraîne alors la femelle. Au hasard de ces mouvements, les segments génitaux s'accrochent par leur face ventrale et le mâle dépose les spermatophores. Cinquante minutes plus tard, le mâle lâche la quatrième paire de pattes natatoires de la femelle et remonte jusqu'à la seconde paire de pattes natatoires ; il abandonne ensuite la femelle. Le processus a duré soixante-dix minutes au total.

Les spermatophores accrochés de part et d'autre du pore génital peuvent demeurer longtemps en place après que leur contenu ait été vidé dans le réceptacle séminal (trois semaines environ chez *Graeteriella unisetigera*, quatorze jours environ chez *Speocyclops gallicus*).

GEORGESCU (1957) puis décrits par ce même auteur en 1963 ; je les ai étudiés sur des femelles provenant de la Pesteră Hotilor, localité-type (Banat, Roumanie). Les spermatophores, divisés en deux parties, antérieure et postérieure, mesurent $75\ \mu$ de longueur et $32\ \mu$ de largeur environ ; ils s'étirent latéralement en

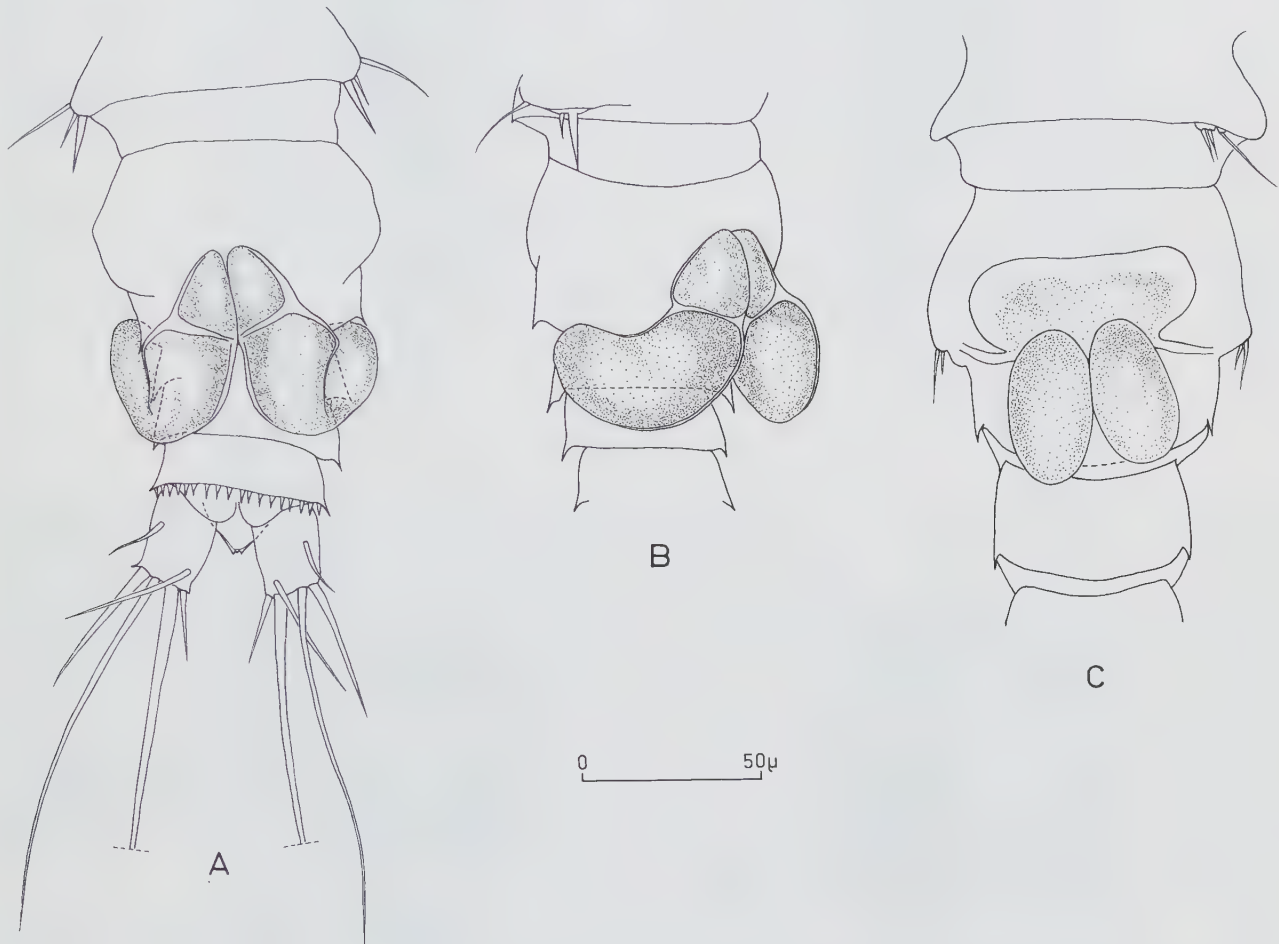


FIG. 5. — Spermatophores de *Speocyclops lindbergi* (A et B) et de *Speocyclops racovitzai* (C).

D. Les spermatophores.

Les spermatophores des genres hypogés *Speocyclops* et *Graeteriella* présentent un aspect comparable à ceux des Cyclopidés épigés. Chez ces derniers, ils sont plus ou moins étirés, fréquemment réniformes ; ils sont fixés symétriquement de part et d'autre du pore génital ; ils occupent une position oblique par rapport à l'axe du corps (GURNEY, 1933 ; RYLOV, 1948 ; DUSSART, 1969).

Chez *Speocyclops lindbergi*, leur forme est tout à fait remarquable. Ils ont été signalés par DAMIAN-

enveloppant le segment génital (fig. 5, A et B ; planche I, photo 1). La membrane externe est fortement chitinisée.

Les spermatophores de *Speocyclops racovitzai* ont été observés pour la première fois en 1965 (LESCHER-MOUTOUÉ). Ovale et légèrement réniformes, ils sont comparables à ceux d'*Acanthocyclops crassicaudis* (RYLOV, 1948). Le spermatophore est entouré par une double enveloppe membraneuse, la membrane externe étant plus épaisse que l'interne. L'intérieur paraît granuleux. Les spermatophores mesurent $42\ \mu$

de longueur et $25\ \mu$ de largeur en moyenne (fig. 5 C ; planche I, photo 2).

C'est en 1933 que GURNEY figure ce qu'il suppose représenter des spermatophores de *Graeteriella unisetigera* : « One specimen seen with a pair of large transparent vesicles attached to somite but without any visible connection with receptaculum... It is probable that the vesicles were spermatophores, the contents of which were drawn into the receptaculum by pressure » (p. 278). La représentation schématique en est inexacte. Les spermatophores de *G. unisetigera* sont sensiblement ovalaires et fortement accolés par leur bord médian (planche I, photo 3) ; ils mesurent $46\ \mu$ de longueur et $25\ \mu$ de largeur (6).

Les spermatophores de *Graeteriella brehmi* sont semblables à ceux de *G. unisetigera*. Leur taille est légèrement inférieure puisqu'ils mesurent $34\ \mu$ de longueur et $22\ \mu$ de largeur seulement (planche I, photo 4).

Les spermatophores de *Graeteriella rouchi* ont les mêmes dimensions : $34\ \mu$ de longueur et $22\ \mu$ de largeur (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 a).

Chez la forme troglophile *Paracyclops fimbriatus* dont les femelles mesurent de $0,86\ \text{mm}$ à $0,90\ \text{mm}$ (GURNEY, 1933), de $0,72\ \text{mm}$ à $0,96\ \text{mm}$ (MARGALEF, 1953 a), les spermatophores ont une longueur de $60\ \mu$ pour une largeur de $26\ \mu$; ceux d'*Eucyclops serrulatus*, espèce troglophile également, mesurent $43\ \mu$ de longueur et $21\ \mu$ de largeur, la taille de la femelle étant de $0,8\ \text{mm}$ à $1,65\ \text{mm}$ (DUSSART, 1969).

Les Cyclopidés hypogés, dont la taille n'excède pas $0,5\ \text{mm}$ à $0,6\ \text{mm}$, élaborent donc des spermatophores de dimensions très comparables à celles des spermatophores des *P. fimbriatus* et *E. serrulatus*, espèces dont la taille est cependant beaucoup plus élevée.

II. LA PONTE.

A. Nombre d'œufs pondus par les Cyclopidés hypogés.

L'importance numérique des pontes est, chez les Copépodes épigés, sous la dépendance de nombreux facteurs. Ainsi, en relation avec la température, une variation saisonnière du nombre d'œufs par sac ovigère s'établit. Le nombre minimal d'œufs correspond à la période de temps « fin du printemps - début de l'automne » ; le nombre maximal d'œufs est observé pendant la période « fin de l'automne - début du printemps », soit au moment des températures les plus basses de l'année. Il en est ainsi pour *Cyclops strenuus* comme l'ont montré RZOSKA (1927, 1930), RAVERA (1955) et ELBOURN (1966). ROEN (1955, 1957) arrive aux mêmes conclusions pour les espèces *Eudiaptomus vulgaris*, *Macrocyclus fuscus*, *M. albidus* et *Acanthocyclops viridis*, en particulier, ainsi que plus récemment ARMITAGE et TASCH (1967) pour *Cyclops bicuspidatus thomasi*.

En revanche, en 1954, ELSTER a constaté qu'*Eudiaptomus gracilis* pond beaucoup moins d'œufs lorsque la température s'abaisse.

MARGALEF (1953 b) et ELBOURN (1966) observent une relation entre la taille de la femelle et le nombre d'œufs par sac chez *Cyclops strenuus* et *Tropocyclops prasinus*.

Le nombre d'œufs décroît au cours des pontes successives et en fonction de l'âge de la femelle. Ainsi, une femelle de *Mesocyclops leuckarti* a fourni : 30, 20, 7 œufs et un autre individu 27, 18, 10, 3 œufs (ROY, 1932). SMYLY a constaté également que le nombre d'œufs chez *Acanthocyclops viridis* diminue avec l'âge (il invoque en outre le facteur nutrition).

Les œufs sont, en général, pondus de façon à former deux sacs ovigères. La formation du sac ovigère est bien

connue chez les Copépodes depuis les travaux de WALTER (1922) et de FAHRENBACH (1962). Les œufs s'agglutinent grâce à une sécrétion de la partie postérieure des oviductes, de manière à constituer un ensemble qui ressemble à un rayon de miel (« honeycomb », FAHRENBACH, 1962, p. 347). Lorsque les nauplii naissent, on distingue très nettement le contour des alvéoles qu'ils viennent de quitter. Cependant, chez les Cyclopidés épigés ou trogllobies, on signale des cas où le sac ovigère fait défaut.

J'étudierai ici successivement le nombre d'œufs par ponte en tenant compte de la présence ou de l'absence d'un sac ovigère ; puis, j'aborderai l'étude numérique des pontes de l'espèce hypogée *Speocyclops gallicus*.

1. ÉTUDE DU NOMBRE D'ŒUFS RENFERMÉS DANS LE SAC OVIGÈRE.

Le nombre d'œufs renfermés dans chaque sac ovigère peut atteindre le chiffre de 100 chez les Cyclopidés épigés. On compte de 20 à 25 œufs par sac chez *Macrocyclus albidus*, de 16 à 40 chez *Cyclops strenuus*, de 70 à 75 chez *Cyclops bohater* et jusqu'à 100 chez *Acanthocyclops vernalis* (DUSSART, 1969).

On observe une diminution du nombre d'œufs chez certaines espèces trogllobies. Ainsi, chez *Paracyclops fimbriatus* peut-on dénombrer sept œufs seulement par sac ovigère. MARGALEF (1953 a) signale 18 œufs chez *Tropocyclops prasinus*, 17 œufs chez *Acanthocyclops viridis* ; pour cette dernière espèce, le nombre d'œufs par sac peut s'élever jusqu'à 90

(6) La longueur de $70\ \mu$, donnée par SCHWOERBEL (1959), semble surestimée.

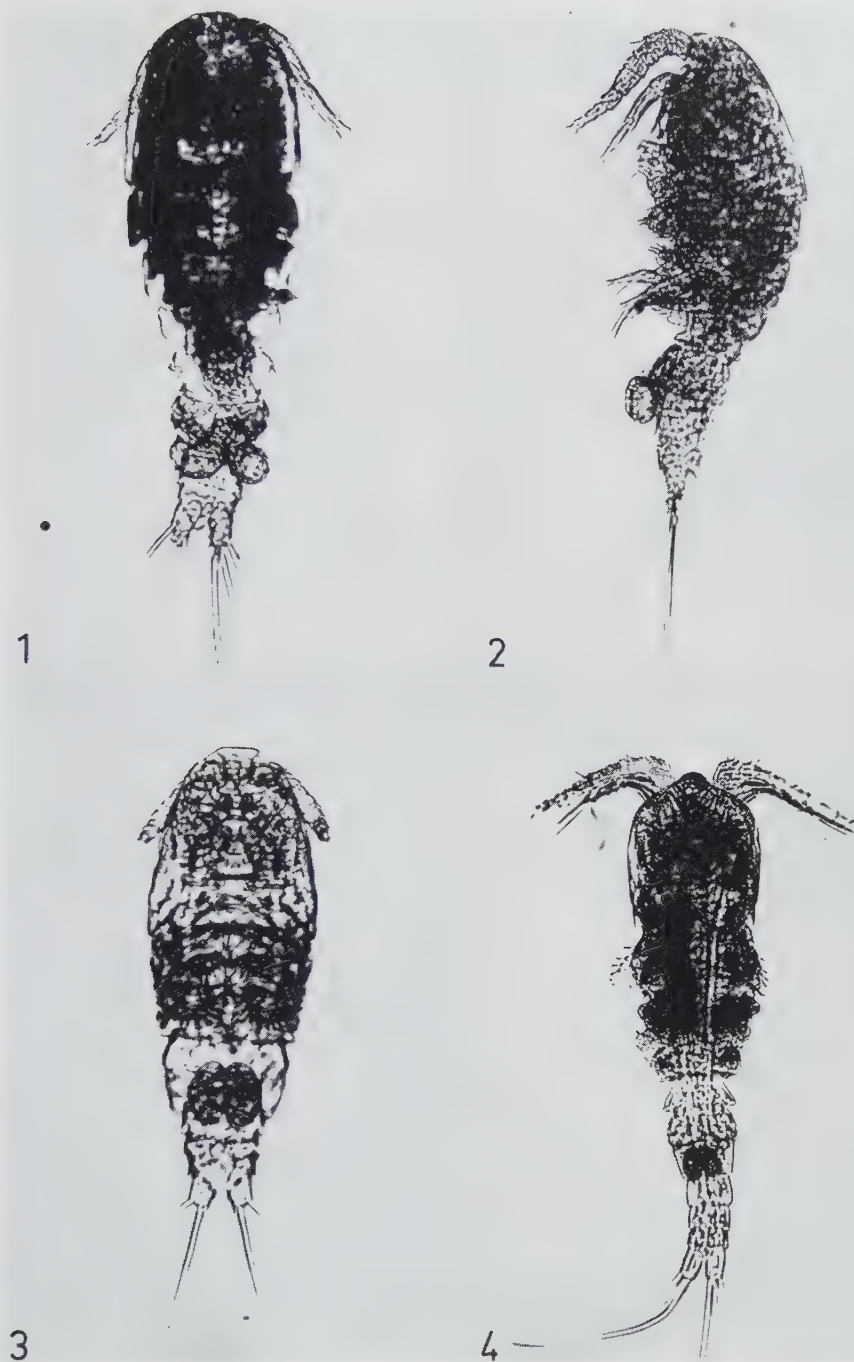


PLANCHE I.

Spermatophores de Cyclopides hypogés apposés sur le segment génital des femelles.

1. — *Speocyclops lindbergi* ($\times 120$).
2. — *Speocyclops racovitzai* ($\times 120$).
3. — *Graeteriella unisetigera* ($\times 150$).
4. — *Graeteriella brehmi* ($\times 120$).

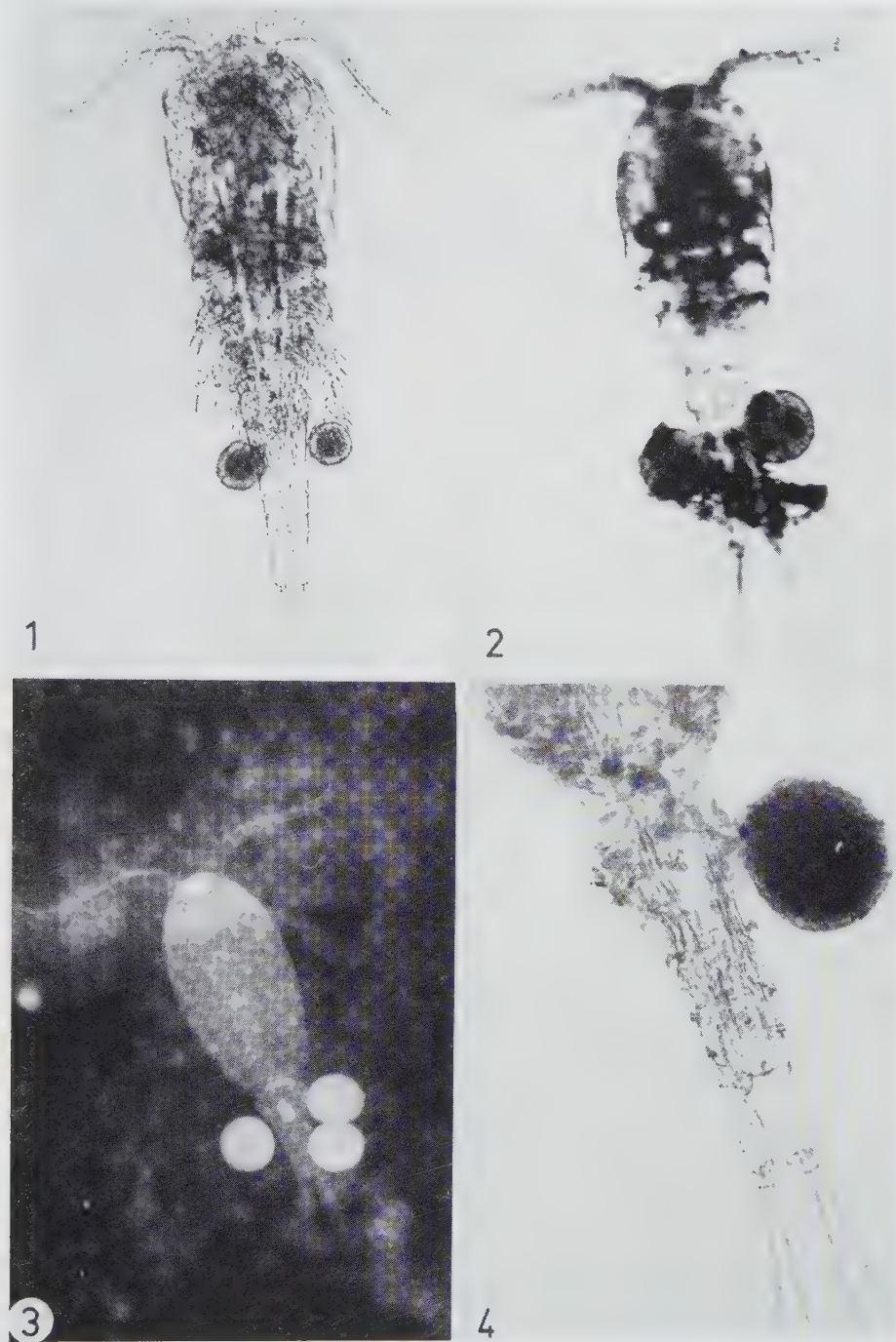


PLANCHE II.

Femelles ovigères de Cyclopides hypogés.

1. — *Diacyclops languidoides zschokkei* ($\times 100$).
2. — *Speocyclops racovitzai* ($\times 120$).
3. — *Acanthocyclops stammeri westphalicus* (*in vivo*) ($\times 50$).
4. — *Acanthocyclops stammeri westphalicus* (détail) ($\times 145$).

lorsqu'elle vit dans les mares (ROEN, 1955). Chez *Eucyclops serrulatus*, le nombre d'œufs par sac ovigère peut atteindre la valeur de 30 quand le cycle biologique se déroule en milieu épigé ; cette espèce troglophile présente normalement dans le milieu souterrain, comme j'ai pu le constater, cinq ou six œufs par sac ovigère.

Chez les Cyclopidés troglobies, le nombre d'œufs est encore plus réduit. GRAETER donne des renseignements concernant : *Eucyclops teras* dont chaque sac ovigère renferme trois œufs, *Diacyclops languidoides zschokkei* qui possède un nombre d'œufs variable selon les individus et les sacs ovigères (deux et quatre, trois et quatre, six et deux) (7) et *Eucyclops graeteri* dont une femelle avait trois œufs d'un côté et un de l'autre. *Acanthocyclops venustus crinitus* porte deux œufs par sac ovigère ; il en est de même pour *A. sensitivus* (CHAPPUIS, 1920). Chez *A. stammeri* les sacs ovigères contiennent chacun deux œufs (KIEFER, 1938). En 1962, PLESA note chez *A. reductus propinquus* la présence d'un sac ovigère renfermant deux œufs volumineux (le second sac a été vraisemblablement perdu) ; ce même auteur indique, en 1959, qu'*A. kieferi* présente de un à huit œufs par sac ovigère.

Il convient cependant de souligner que la réduction du nombre d'œufs n'est pas uniquement le fait des espèces troglaphiles ou troglobies. Ainsi *Microcyclops operculatus* porte deux œufs par sac ovigère (CHAPPUIS, 1917). Les sacs ovigères de *Cyclops lacustris* renferment en général de quatre à sept œufs (RYLOV, 1848) ; les femelles de *Cyclops scutifer* représentées par KOZMINSKI (1933) transportent trois œufs de chaque côté du corps.

De semblables réductions ont été signalées également chez les Harpacticidés hypogés. ROUCH (1968 a) en cite de nombreux cas. Ainsi, *Elaphoidella leruthi*, avec neuf œufs par sac ovigère, est l'espèce souterraine qui possède le plus grand nombre d'œufs ; *Bryocamptus pyrenaicus* porte huit œufs par sac ovigère ; par contre, on n'en dénombre que quatre chez *Elaphoidella bouilloni*, cinq chez *Antrocamptus coiffaiti* et *Nitocrella subterranea*.

En revanche, SPANDL (1926) se référant aux données de CHAPPUIS (1916 b) fait remarquer que les Harpacticidés épigés peuvent également offrir des exemples de réduction quant à l'importance numé-

rique de leur ponte ; tels sont *Moraria varica* et *Epacrophanes richardi* dont les sacs ovigères renferment respectivement trois ou quatre œufs et deux œufs. De même, *Hypocamptus brehmi* (ROUCH, 1968 a) et les espèces appartenant au genre *Arcticocamptus* ont deux œufs seulement par sac ovigère (LANG, 1948).

Si, chez la plupart des Cyclopidés troglobies ou inféodés aux eaux souterraines, le nombre d'œufs décomptés dans un sac ovigère est très réduit par comparaison avec celui que l'on observe dans la majorité des formes épigées d'eaux douces, une semblable réduction a été relevée aussi chez certains Cyclopoïda marins. C'est ainsi que : le sac ovigère d'*Heterocyclopina vietnamensis* contient de deux à quatre œufs (PLESA, 1969), celui d'*Halicyclops brevispinosus* et d'*H. brevispinosus meridionalis* trois œufs seulement et celui de *Cyclopina rotundipes* deux à trois œufs (HERBST, 1952, 1953).

2. ÉTUDE DE LA PONTE EN L'ABSENCE DE SACS OVIGÈRES.

a. Sur l'absence de sacs ovigères chez quelques Copépodes épigés.

L'absence de sacs ovigères chez les Copépodes est un phénomène relativement rare. On l'a observée chez certains Calanoïda de la famille des Temoridae et du genre *Heterocope* (DAMIAN-GEORGESCU, 1966 ; DUSSART, 1967) qui pondent leurs œufs isolément, directement sur le substrat. L'Harpacticide *Phyllognathopus viguieri* pond également ses œufs un par un (CHAPPUIS, 1916 a). HARDING (1958), dans la description qu'il a donnée de *Goniocyclops silvestris*, espèce vivant en Nouvelle-Zélande et récoltée dans les litières de *Nothofagus*, signale que les femelles transportent un œuf unique de chaque côté du corps ; les schémas fournis par cet auteur permettent de juger de la taille et de l'emplacement des deux œufs.

b. Sur l'absence de sacs ovigères chez certains Cyclopidés hypogés.

Dès 1910, GRAETER signalait l'absence de sacs ovigères chez *Graeteriella unisetigera*. Quelques années plus tard, CHAPPUIS (1920, p. 71) écrivait : « ... Bei *Cyclops unisetiger*..., war immer bloss ein Ei in jedem Säckchen ». Ce sont les premières observations indiquant l'absence de sacs ovigères chez un Cycloptide troglobie.

SCOURFIELD (1932), en décrivant *Cyclops demetien-sis* note également l'absence de sacs ovigères et GURNEY (1933) émet l'hypothèse que les œufs sont pondus librement.

(7) Des observations personnelles portant sur une population de *D. l. zschokkei* provenant de biotopes interstitiels de la région de Sparte (Grèce) m'ont permis de constater que ces chiffres pouvaient être encore réduits. En effet, plusieurs femelles ovigères portaient seulement un ou deux œufs (planche II, photo 1). Cette récolte a été effectuée par M. Claude BOU auquel j'adresse mes remerciements.

— *Speocyclops racovitzai*.

Les élevages entretenus dans la grotte-laboratoire de Moulis et observés quotidiennement, ont permis de mettre en évidence l'absence de sacs ovigères chez

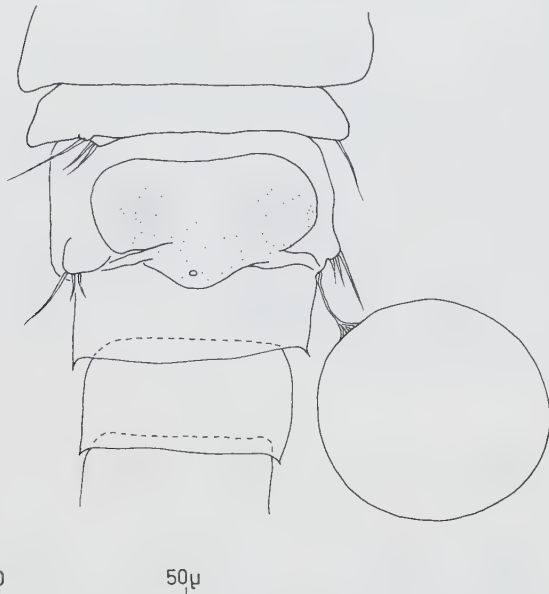


FIG. 6. — Détail d'une femelle ovigère de *Speocyclops racovitzai*.

Speocyclops racovitzai (LESCHER-MOUTOUÉ, 1965, 1966) ; les œufs sont pondus deux par deux (planche II, photo 2) et tombent sur le substratum douze heures environ après leur émission. Pendant ce laps de temps, ils restent suspendus au segment génital par l'intermédiaire d'un filament ténu, visible seulement à un fort grossissement (fig. 6).

— *Speocyclops gallicus*.

C'est également grâce à des élevages qu'il a été possible d'établir que, chez *Speocyclops gallicus*, les œufs sont pondus par paire et abandonnés dans le milieu aquatique très peu de temps après la ponte (vingt-quatre heures environ). En général, les œufs restent accrochés aux brindilles qui constituent le substratum des coupelles d'élevage.

— *Acanthocyclops stammeri westphalicus*.

Pondus deux par deux, les œufs tombent très rapidement sur le substratum. Parfois, une nouvelle émission d'œufs se produit avant la chute des premiers.

Dans ce cas, on ne peut pas parler de sac ovigère véritable, mais plutôt d'un « ruban » de deux ou trois œufs (planche II, photos 3 et 4).

c. Conclusions.

Les genres hypogés *Speocyclops* et *Graeteriella* sont caractérisés par l'absence de sacs ovigères. Les œufs sont déposés directement sur le substratum, au fur et à mesure de leur émission ; il en est de même pour *Acanthocyclops stammeri westphalicus*. Des conditions semblables ont été signalées chez les Harpacticides hypogés du genre *Parastenocaris* dont les femelles pondent leurs œufs un par un (SCHNITTER et CHAPPUIS, 1915).

3. DÉROULEMENT DES PONTES DE *Speocyclops gallicus*.

Toutes les observations consignées dans le présent travail se fondent sur les résultats obtenus dans les élevages entretenus dans la grotte-laboratoire de Moulis.

— *Provenance* : grotte de Moumouch (Hautes-Pyrénées), récolte du 20 janvier 1971.

— *Méthode* : les élevages ont été contrôlés chaque jour (une à deux observations quotidiennes) ; les œufs étaient prélevés et isolés au fur et à mesure de leur émission.

— *Etude des pontes*. La figure 7 indique d'une façon schématique le déroulement des pontes successives pour chacune des femelles mises en élevage ; chaque point noir représente la ponte d'un œuf. La superposition de plusieurs points signifie soit que la femelle portait deux œufs au moment de l'observation, soit que d'autres œufs ont été retrouvés sur le substratum. Vingt-cinq couples de *Speocyclops gallicus* (numérotés de A1 à E5) se sont reproduits.

De janvier à juin 1971, les pontes ont fourni au total 279 œufs ; le nombre d'œufs produits par chaque femelle varie entre un et vingt-deux.

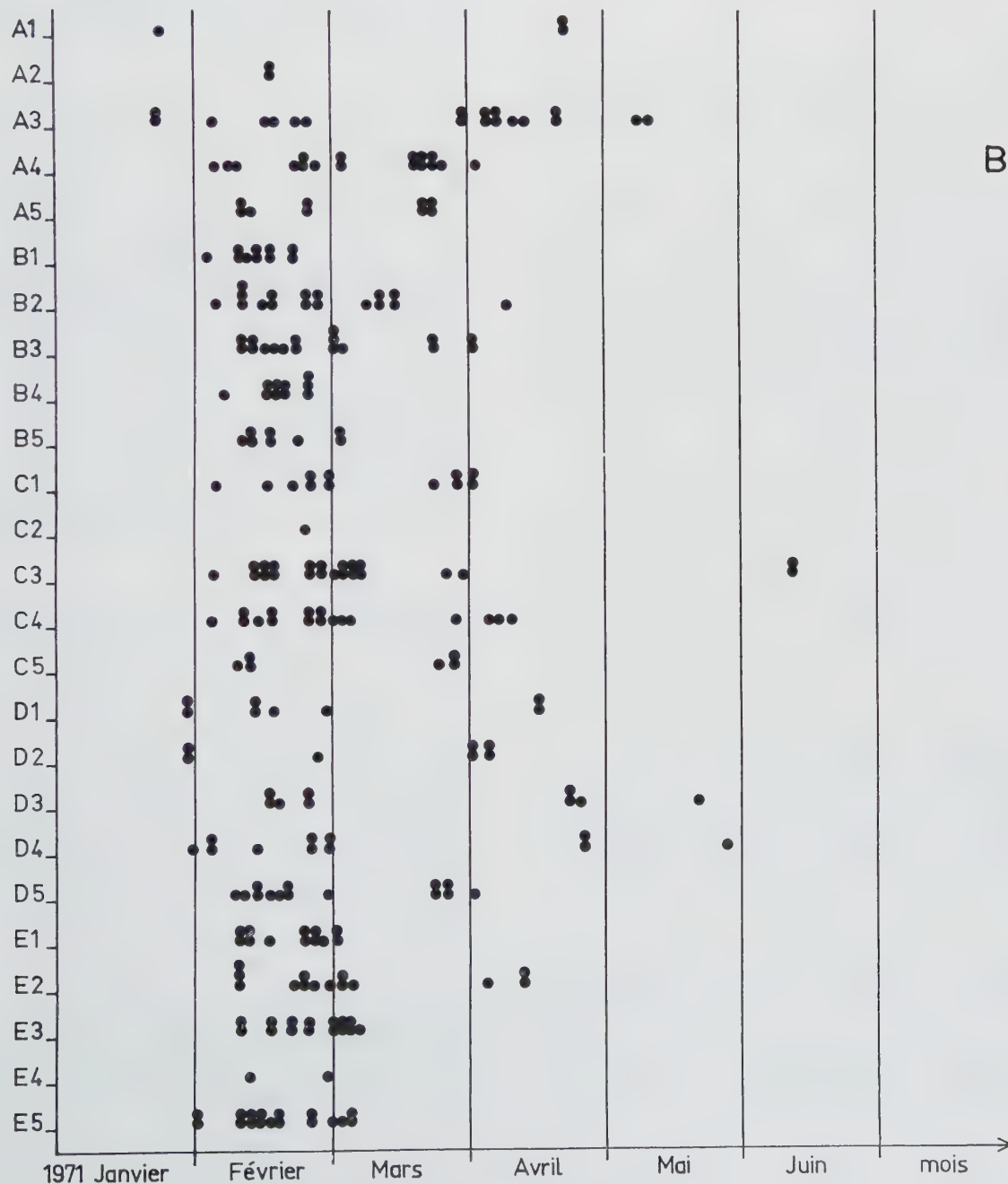
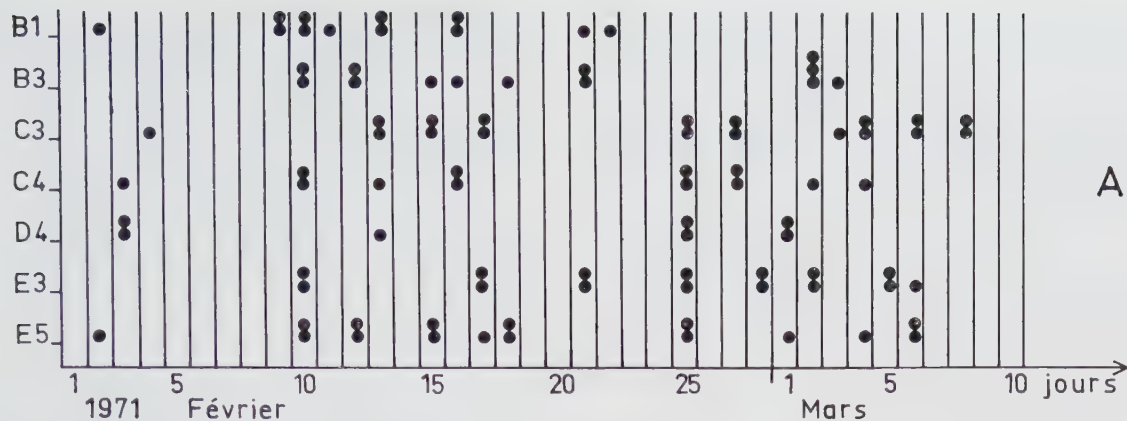
Certaines femelles pondent leurs œufs deux par deux, à intervalles de temps réguliers, tous les deux ou trois jours (fig. 7 A).

De janvier à juin, période correspondant à l'époque de ponte, on observe parfois des arrêts au cours du déroulement des pontes (fig. 7 B : A4, A5, C3, D2, D5 par exemple). Cinq à onze œufs environ sont ainsi

FIG. 7. — La ponte chez *Speocyclops gallicus*.

A : rythme de ponte de quelques femelles ; chaque colonne correspond à un jour.
B : déroulement des pontes de janvier à juin 1971.

Chaque signe symbolise un œuf.



émis en dix à vingt jours ; la femelle cesse alors de pondre, puis la ponte reprend par la suite. La durée des périodes de repos est extrêmement variable. Peut-être pourrait-on penser que cette phase de repos correspond au laps de temps qui sépare l'élaboration de deux paires successives de sacs ovigères chez les espèces épigées ?

Mes observations ont également porté sur d'autres espèces : *Speocyclops racovitzai* et *Graeteriella unisetigera* ; les pontes de ces deux espèces s'effectuent selon les mêmes modalités que chez *Speocyclops gallicus*.

4. CONCLUSIONS.

A la lecture des données recueillies sur les modalités de la ponte des Cyclopidés épigés et hypogés, il apparaît que les formes souterraines pondent un nombre très réduit d'œufs, par rapport aux formes épigées.

Si on compare le nombre total maximal d'œufs émis par chaque femelle de *Speocyclops gallicus* au cours des six mois pendant lesquels elles ont pondu (22 œufs) au nombre maximal d'œufs recensés dans l'unique sac ovigère d'une espèce épigée telle que *Cyclops strenuus* (40 œufs), la disproportion entre la fécondité de ces deux espèces est frappante. On sait, d'après les données de WALTER (1922), qu'une femelle d'*Acanthocyclops viridis* peut élaborer, en une année, douze à treize paires de sacs ovigères, soit près de mille œufs. En trois mois, une femelle d'*Eucyclops serrulatus* est devenue ovigère à treize reprises. Au cours d'un mois et demi, une femelle d'*Acanthocyclops bicuspidatus* peut élaborer sept paires de sacs ovigères (MANFREDI, 1923) ; par ailleurs, le nombre moyen d'œufs enfermés dans le sac ovigère de ces deux espèces peut être estimé à trente. Au cours de la période de reproduction, ces femelles ont pondu, respectivement, 780 et 420 œufs environ.

Ces quelques exemples suffisent à montrer la réduction extrême du nombre d'œufs chez les Cyclopidés hypogés par rapport au nombre d'œufs pondus par les formes épigées. Ainsi, les Cyclopidés hypogés suivent-ils en cela une loi générale qui caractérise les formes souterraines (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960 ; VANDEL, 1964).

B. Taille des œufs des Cyclopidés hypogés.

Chez toutes les espèces observées, les œufs sont sphériques et de couleur blanche.

Les mesures ont été effectuées au microscope en utilisant un micromètre oculaire préalablement étalonné (l'erreur absolue sur les mesures est de $\pm 0,85$ microns). Le matériel étudié était représenté par des femelles fixées à l'alcool à 70° et montées entre lame et lamelle dans de la glycérine.

Je donne ci-dessous sous forme de tableau, et pour chaque espèce : la taille du corps de la femelle (L), la longueur et la largeur du segment génital (L Abd 1 et l Abd 1), le diamètre moyen des œufs (d_{ω}) ainsi que le rapport L/d_{ω} .

En effet, l'absence de données relatives à des Cyclopidés épigés de taille égale à celle des individus hypogés (8) n'a pas permis d'établir des comparaisons directes sur le diamètre des œufs de ces différentes formes.

J'ai donc choisi de comparer entre eux les rapports : longueur de la femelle/diamètre de l'œuf, afin de voir si les formes hypogées se distinguaient des épigées.

TABLEAU I.

Taille des œufs chez les Cyclopidés hypogés.

Espèce	L μ	L Abd1 μ	l Abd1 μ	$d_{\omega} \mu$	L/ d_{ω}
<i>Graeteriella unisetigera</i>	385	60	90	70	5,5
<i>Speocyclops racovitzai</i>	470	57	80	80	5,87
<i>Speocyclops gallicus</i> ...	522	73	83	73	7,15
<i>A. stammeri westphalicus</i>	912	142	142	152	6,00

On constate que le diamètre de l'œuf des formes hypogées est proche de celui du segment génital de la femelle. Le rapport L/d_{ω} est compris entre 5,5 et 7,15.

PLESA (1969) signale que les œufs d'*Acanthocyclops kieferi*, espèce troglobie, mesurent de 58 μ à 83 μ alors que les femelles ont 600 μ de longueur (CHAPUIS, 1925). Le rapport L/d_{ω} équivaut à 7,22 et 10,34.

L'espèce troglophile *Paracyclops fimbriatus* (L = 720 μ à 960 μ) pond des œufs mesurant 95 μ de diamètre. Le rapport L/d_{ω} est donc compris entre 7,57 et 10,10.

(8) La taille des *Speocyclops* et des *Graeteriella* est inférieure ou voisine à 500 μ ; seules des espèces épigées tropicales pourraient leur être comparées. J'ai établi à titre indicatif le rapport L/d_{ω} pour *Goniocyclops silvestris*, d'après les mesures des schémas présentés par HARDING (1958, p. 312) ; il est égal à environ 5,5.

Les œufs de l'espèce troglophile *Eucyclops serrulatus* mesurent $110\ \mu$ de diamètre ; la taille des femelles varie de $800\ \mu$ à $1450\ \mu$ de longueur. Les valeurs du rapport L/d_{ω} se situent entre 7,27 et 13,18.

Quant aux deux autres espèces épigées sur lesquelles ont porté mes observations, *Macrocylops fuscus* et *Cyclops strenuus*, le rapport L/d_{ω} prend les valeurs de 14,83 à 20 et de 13,27 à 20 (*Macrocy-*

clops fuscus $L = 1,78\ \text{mm}$ à $2,4\ \text{mm}$, $d_{\omega} = 120\ \mu$; *Cyclops strenuus* : $L = 1,46\ \text{mm}$ à $2,30\ \text{mm}$, $d_{\omega} = 110\ \mu$).

En tenant compte de ces données, on serait conduit à admettre que l'œuf des Cyclopidés hypogés est relativement plus gros que celui des épigés, le rapport L/d_{ω} étant toujours inférieur dans le premier cas à ce qu'il est dans le second.

III. CONCLUSIONS.

Cette étude concernant la reproduction des Cyclopidés hypogés a permis de préciser certains points rappelés rapidement dans les lignes suivantes.

Tout d'abord, est faite une description morphologique des spermatophores de plusieurs espèces appartenant aux genres *Speocyclops* et *Graeteriella* ; ces spermatophores sont, relativement à la taille des femelles, plus grands que ceux de deux espèces d'origine épigée prises comme éléments de comparaison.

Les œufs de *Speocyclops* et de *Graeteriella* pondus deux par deux sont appendus par un filament fin au segment génital de la femelle. On n'a observé en aucun cas la formation d'un véritable sac ovigère (tout au plus d'une sorte de ruban chez *Acanthocyclops stammeri westphalicus*). Vingt-quatre heures

plus tard environ, ces œufs sont déposés sur le substrat.

La ponte des Cyclopidés troglobies est toujours quantitativement réduite par rapport à celle des épigés ; on sait que pour de nombreuses espèces cavernicoles les sacs ovigères ne renferment au maximum que huit œufs. Le nombre d'œufs le plus élevé émis par des femelles de *Speocyclops gallicus*, au cours de six mois d'observation, a été de vingt-deux. Les pontes se succèdent de façon irrégulière.

Lorsque l'on dresse une comparaison entre les formes hypogées et épigées, on constate que, proportionnellement à la longueur du corps de la femelle, l'œuf des Cyclopidés hypogés est plus volumineux que celui des Cyclopidés épigés.

Chapitre V.

NOMBRE DE STADES NAUPLIENS CHEZ LES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

Chez les Copépodes, le développement de l'œuf est déterminé, la segmentation est totale, puis superficielle ; l'ébauche embryonnaire demeure sphérique ou ovale (DAWYDOFF, 1928).

L'œuf effectue le plus souvent son développement à l'intérieur du sac ovigère. De l'œuf sort une larve menant une vie libre : le nauplius. Le développement postembryonnaire des Copépodes débute lors de l'éclosion du nauplius.

Le nauplius des Cyclopidés (ou « orthonauplius » selon DIETRICH, 1915) est habituellement ovoïde ; il possède trois paires d'appendices : les antennules (A1), les antennes (A2) et les mandibules (Md). Ces appendices biramés ont un rôle locomoteur ; le coxa des antennes porte des épines masticatrices ; les antennules et les antennes occupent une position pré-

orale, tandis que les mandibules ont une position post-orale.

La première mue de métamorphose donne naissance au deuxième stade nauplien, ou « métanauplius 1 ». On dénombre, chez les Cyclopidés, cinq ou six mues naupliennes successives avant d'atteindre le premier stade copépodite. Les stades copépodites, qui sont au nombre de cinq, précèdent le stade adulte.

A chaque stade nauplien, le Cyclopide subit des modifications ; il acquiert des soies nouvelles dans le même temps que se différencient les ébauches des nouveaux appendices. Le nombre de segments du corps s'accroît au cours des mues séparant les stades copépodites (cinq segments chez le copépodite I, neuf segments chez le copépodite V).

I. NOMBRE DE STADES NAUPLIENS CHEZ LES CYCLOPIDES.

Alors que chez les Calanoïda le nombre de stades naupliens est fixé à six, il varie entre cinq et six chez les Cyclopidae.

JURINE, en 1820 (*in* AUVRAY et DUSSART, 1966), et CLAUS (1858) étudient quelques stades naupliens de *Macrocyclops fuscus*, de *M. albidus*, d'*Eucyclops serrulatus*, d'*Ectocyclops phaleratus* et de *Cyclops insignis* ; ils sont les premiers à décompter cinq stades naupliens chez les Cyclopidae. Ces données ont été confirmées par de nombreux auteurs : DIETRICH (1915) à qui nous devons le premier développement complet de *Cyclops strenuus*, MANFREDI (1923, 1925), AMELINA (1927), GELMINI (1928), GURNEY (1933), RYLOV (1948), RAVERA (1953), DAMIAN-GEORGESCU (1963), McLAREN (1964), FAHEEM KHAN (1965), LES-

CHER-MOUTOUÉ (1966), AUVRAY et DUSSART (1966, 1967) et DUSSART (1969).

A l'opposé, WALTER (1922), ZIEGELMAYER (1925), EWERS (1930, *in* ELGMORK et LANGE LAND, 1970), BORUTZKY (1949, *in* DUKINA, 1956), ELGMORK (1965), puis EPPACHER (1968), décrivent six stades naupliens.

McLAREN (1964) note à propos de *Cyclops scutifer* que le quatrième stade nauplien présente une certaine variabilité ; de même, AUVRAY et DUSSART (1966, p. 484) constatent que chez *Eucyclops serrulatus* : « Les nauplies du stade IV peuvent être divisées morphologiquement en deux catégories, des nauplies de petite taille (215 μ) typiques et des nauplies de grande taille (235 μ)... De ce fait, ces deux catégories de nauplies IV correspondent bien à un seul et même

stade, il n'y a en effet jamais que 5 catégories d'exuvie » ; ces auteurs concluent à l'absence d'un sixième stade nauplien chez *E. serrulatus*.

ELGMORK et LANGELAND (1970) observent de même une différence de taille entre le nauplius 4 et le nauplius 5 de *Cyclops scutifer* mais reconnaissent cependant l'existence de deux catégories d'exuvies ; *C. scutifer* présente donc six stades naupliens.

Le tableau II a été dressé afin de fournir toutes les informations concernant le nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés.

Il convenait donc de déterminer quel est le nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés hypogés appartenant aux genres *Speocyclops* et *Graeteriella*. Un premier travail commencé en ce sens pour *Sp. racovitzai* (LESCHER-MOUTOUÉ, 1966) sera repris et complété dans le paragraphe suivant.

Le nombre de stades naupliens a été établi d'après des données d'ordre morphologique et biométrique dans le but d'obtenir des résultats concordants.

TABLEAU II.

Nombre de stades naupliens chez les Cyclopidés épigés ;
Informations bibliographiques.

	5 stades naupliens	6 stades naupliens
<i>Macrocyclus albidus</i> <i>Macrocyclus fuscus</i>	MANFREDI, 1925	DUKINA, 1956 ZIEGELMAYER, 1925 DUKINA, 1956
<i>Eucyclops serrulatus</i>	MANFREDI, 1923 AUVRAY et DUSSARD, 1966 DUSSART, 1969 AUVRAY et DUSSART, 1966	ZIEGELMAYER, 1925 DUKINA, 1956
<i>Eucyclops speratus</i>		
<i>Tropocyclops prasinus</i>	MANFREDI, 1923	
<i>Paracyclus fimbriatus</i>	DUSSART, 1969	DUKINA, 1956
<i>Cyclops strenuus</i>	DIETRICH, 1915 MANFREDI, 1925 GURNEY, 1933 RAVERA, 1953 McLAREN, 1964 AUVRAY et DUSSART, 1967	WALTER, 1922 ZIEGELMAYER, 1925 DUKINA, 1956 ELGMORK et LANGELAND, 1970
<i>Cyclops scutifer</i> <i>Cyclops vicinus</i> <i>Cyclops kolensis</i> <i>Cyclops tatricus</i>		MAZEPOVA, 1960 EPPACHER, 1968
<i>Acanthocyclops vernalis</i> <i>Acanthocyclops viridis</i>	MANFREDI, 1925 FAHEEM KHAN, 1965 LUCKS, 1926	DUKINA, 1956 WALTER, 1922 ZIEGELMAYER, 1925 DUKINA, 1956 DUKINA, 1956
<i>Acanthocyclops gigas</i>		
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	MANFREDI, 1923	DUKINA, 1956
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	GELMINI, 1928 RAVERA, 1953	
<i>Thermocyclops crassus</i> <i>Thermocyclops oithonoides</i>	MANFREDI, 1925 AMELINA, 1927	DUKINA, 1956 EWERS, 1930

II. NOMBRE DE STADES NAUPLIENS CHEZ LES CYCLOPIDES HYPOGÉS : DONNÉES MORPHOLOGIQUES.

A. Techniques.

La plupart des travaux concernant le développement postembryonnaire des Cyclopidés ont été conduits à partir d'élevages en laboratoire ; les études réalisées à partir d'animaux récoltés dans leur biotope sont plus rares.

En ce qui concerne les Cyclopidés hypogés, j'ai utilisé les trois méthodes suivantes :

1 — Les récoltes rapportées au laboratoire ont été triées sur le vivant ; les nauplii sont fixés à l'alcool à 70°, nettoyés dans l'acide lactique et montés, pour examen, dans ce même milieu.

2 — Les nauplii retirés en grand nombre des coupelles d'élevage ont été préparés comme ci-dessus.

3 — Les œufs ont été d'abord isolés un par un, puis les nauplii surveillés quotidiennement à partir du jour de leur éclosion. Retirées de l'élevage lors de la mue, les séries ininterrompues d'exuvies ont été examinées au microscope (9).

B. Genre *Speocyclops*.

Le dernier stade nauplien est caractérisé, chez *Speocyclops* comme chez tous les Cyclopidés, par l'apparition des ébauches des deux premières paires de pattes natatoires. J'ai cherché à mettre en évidence le stade précédent (N4, N4' ou N5 selon les auteurs), présentant quatre paires d'appendices : A1, A2, Md et Mx1 (maxillules), ces dernières étant bien différenciées.

Dans un travail antérieur (1965) j'avais montré que, chez *Speocyclops racovitzai*, le développement postembryonnaire comportait dix stades différents : cinq stades naupliens et cinq stades copépodites. Les

stades naupliens avaient été prélevés au hasard dans les élevages.

C'est en isolant les nauplii de *Speocyclops gallicus* et en retirant les mues au fur et à mesure des exuviations qu'a pu être prouvée, chez cette forme, l'existence de séries de six exuvies distinctes, donc de six stades naupliens ; les nauplii 4 et 5 ont un nombre identique d'appendices de même morphologie (A1, A2, Md, Mx1), et seul le nombre de soies furcales permet de les différencier :

- nauplius 4 : deux paires de soies furcales (planche III, photo 1) ;
- nauplius 5 : trois paires de soies furcales (planche III, photo 2).

De même, *Speocyclops racovitzai* a fourni six catégories d'exuvies naupliennes ; le nauplius 4 possède deux paires de soies furcales et le nauplius 5, trois paires.

On peut donc affirmer, dans le genre *Speocyclops*, la présence de six stades naupliens.

C. Genre *Graeteriella*.

Chez *Graeteriella unisetigera* les exuvies, prélevées dans les élevages, dont se sont libérés les nauplii caractérisés par la présence d'ébauches des deux premières paires de pattes natatoires, montraient quatre paires d'appendices (A1, A2, Md, Mx1) et deux paires de soies furcales (planche III, photos 3 et 4) ; il n'y a donc pas de stade intermédiaire entre le nauplius 4 et le dernier stade nauplien caractérisé par six paires d'appendices.

Le développement postembryonnaire de *G. unisetigera* comporte donc dix stades, répartis en cinq stades naupliens et cinq stades copépodites.

III. NOMBRE DE STADES NAUPLIENS CHEZ LES CYCLOPIDES HYPOGÉS : DONNÉES BIOMÉTRIQUES.

Les stades naupliens ont été mesurés dans le but de compléter les données d'ordre morphologique dé-

duites de l'examen des diverses catégories d'exuvies. Cette étude concerne *Speocyclops gallicus* et *Graeteriella unisetigera*.

A. Techniques.

Les mesures de la longueur du corps des nauplii ont été effectuées au microscope à l'aide d'un micro-

(9) CARTER et BRADFORD (1972) ont étudié de la même façon le développement postembryonnaire d'*Elaphoidella bidens coronata*, de *Bryocamptus zschokkei alleganiensis* et de *Moraria virginiana*. Elles ont montré, par l'étude des exuvies, qu'il existait six stades naupliens chez ces formes de la famille des Canthocamptidae, alors que la plupart des auteurs admettaient le nombre de cinq (ROUCH, 1968 a).

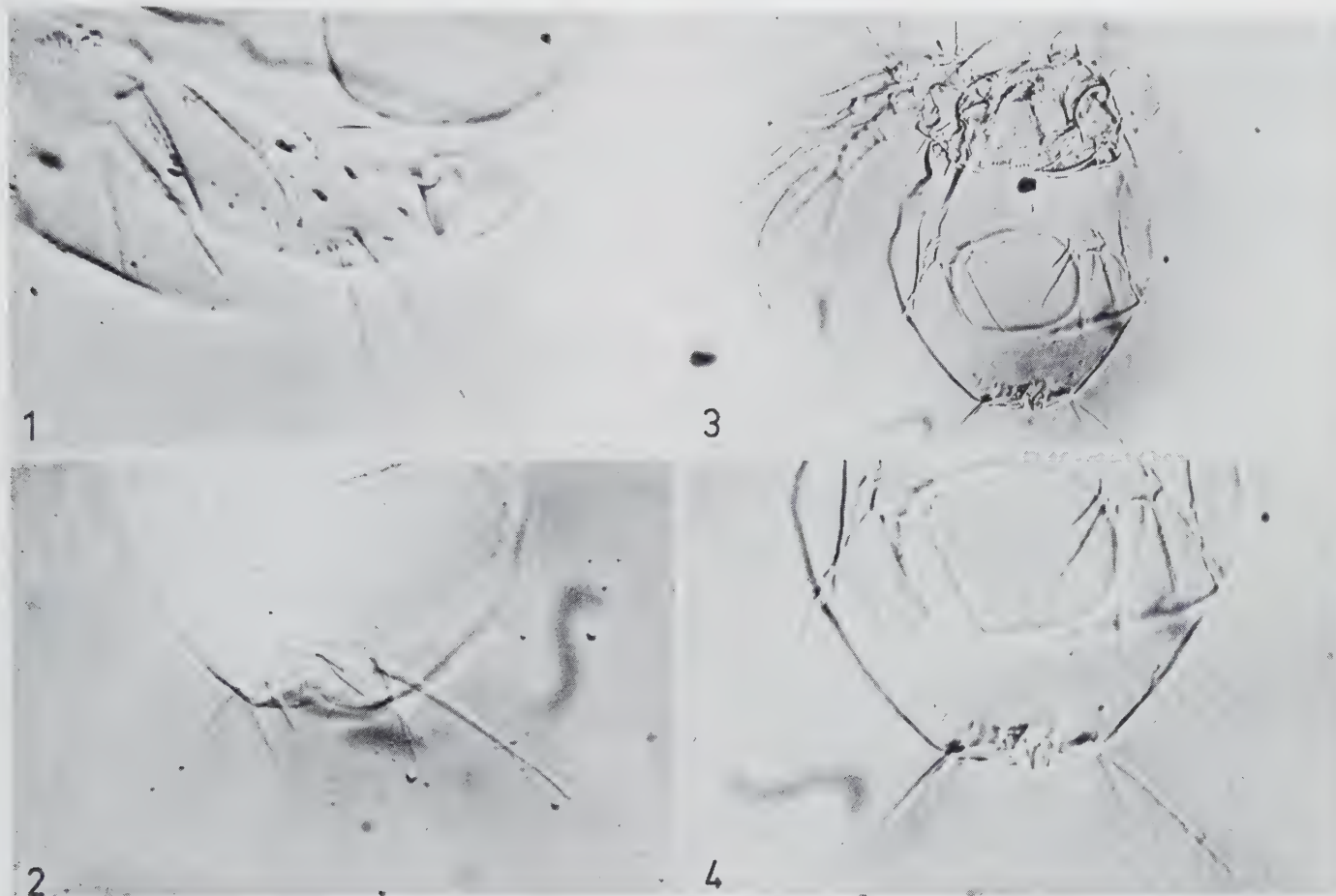


PLANCHE III.

Speocyclops gallicus.

1. — Région postérieure de l'exuvie du nauplius 4 : deux paires de soies furcales.
2. — Région postérieure de l'exuvie du nauplius 5 : trois paires de soies furcales.

Graeteriella unisetigera.

3. — Exuvie du nauplius 4 ($\times 370$).
4. — Détail de la partie postérieure de l'exuvie du nauplius 4 : deux paires de soies furcales.

mètre oculaire, les animaux étant montés dans de l'acide lactique entre lame et lamelle.

Le micromètre oculaire a été étalonné pour un objectif $\times 40$, à l'aide d'un micromètre objectif (200 divisions $\longleftrightarrow$ 2000 μ) ; $15 \pm 0,5$ divisions du micromètre objectif correspondent à 160 μ .

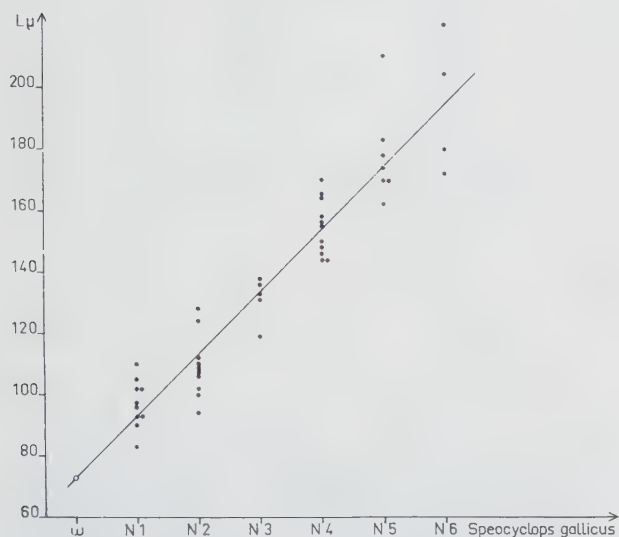


FIG. 8. — Variation de taille des différents stades naupliens de *Speocyclops gallicus*.

En abscisses sont indiqués l'œuf et les stades naupliens, et en ordonnées le diamètre de l'œuf et la longueur du corps des nauplii exprimés en microns.

D'où : $1,675 \mu < 1$ division du micromètre objectif $< 1,693 \mu$. L'erreur relative sur l'étalonnage est égale à : $1,684 \pm 0,009 \mu$.

Les mesures sur les échantillons étant effectuées à une demi-division près du micromètre oculaire, l'erreur absolue sur les mesures peut être estimée à : $\pm 0,85 \mu$.

Pour chaque série de mesures, sont donnés : la moyenne arithmétique ($\bar{X}$), la variance (s^2), l'écart-type (s), ainsi que le nombre de mesures (N).

Le test de Student a été appliqué (« t »).

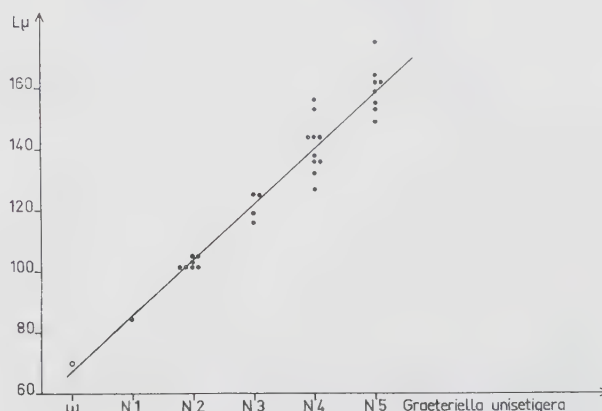


FIG. 9. — Variation de taille des différents stades naupliens de *Graeteriella unisetigera*.

En abscisses sont indiqués l'œuf et les stades naupliens, et en ordonnées le diamètre de l'œuf et la longueur du corps des nauplii exprimés en microns.

B. *Speocyclops gallicus*.

Sur la figure 8 sont indiqués, en ordonnées, la taille des nauplii (ainsi que celle de l'œuf) et, en abscisses,

TABLEAU III.

Speocyclops gallicus : longueur du corps de chaque stade nauplien.

Stade	N1	N2	N3	N4	N5	N6
longueur du corps : μ	105	124	138	165	210	220
	102	128	131	158	178,5	180
	97	102,8	136	148	183,6	172
	93,5	94,7	132	146	174	204
	93,5	107,8	119	164	162	
	90,2	100,9	141	144	170	
	96	106,7	144,5	156	170	
	83,5	108,9	137,5	150		
	102,5	110		170		
	110	112,2		155		
X	97,32	109,60	134,90	155,60	178,30	194,00
s	2,452	3,177	2,753	2,765	5,885	11,015
s ²	6,012	10,093	7,579	7,645	34,633	121,330
N	10	10	8	10	7	4
« t »	3,0592	5,8428	5,2326	3,8534	1,3927	

TABLEAU IV.

Graeteriella unisetigera : longueur du corps de chaque stade nauplien.

Stade	N1	N2	N3	N4	N5
Longueur du corps : μ	85	103,7	119	136	155
		102	116	153	175
		105,4	125	144,5	153
		102	125	136	164,9
		105,4		127,5	149,6
		102		137,5	159
		102		132,6	162
				144,5	162
				156,4	
				144,5	
$\bar{X}$		103,21	121,25	141,25	160,06
s		0,611	2,250	2,852	2,803
s ²		0,373	5,062	8,133	7,856
N		7	4	10	8
"t"		9,8658		4,1584	4,6338

le nombre de stades naupliens ; un tableau de mesures a été établi en fonction des valeurs relatives à la longueur du corps (tableau III).

Les valeurs des moyennes arithmétiques s'alignent de façon régulière sur une droite.

Le « t » de Student a été calculé pour les séries successives de mesures (tableau III) ; la différence entre les moyennes de longueur des nauplii 4 et des nauplii 5 est significative au niveau de probabilité égal à 0,005.

Le stade nauplius 5 s'inscrit donc normalement dans le déroulement des stades postembryonnaires de *Speocyclops gallicus*, ce qui confirme l'existence de six stades naupliens.

C. *Graeteriella unisetigera*.

J'ai indiqué sur la figure 9, en ordonnées, la taille des stades naupliens recensés (ainsi que celle de l'œuf), et, en abscisses, le nombre de stades ; le tableau IV a été établi à partir de ces données.

Les moyennes arithmétiques s'alignent sur une droite ; le rapport des tailles, depuis l'éclosion jusqu'à la dernière mue nauplienne au cours des intermues consécutives, est une constante.

Le calcul du « t » de Student montre que la différence entre les moyennes de longueur des nauplii 4 et des nauplii 5 est significative à un niveau de probabilité égal à 0,001.

Ces résultats confirment l'existence de cinq stades naupliens chez *Graeteriella unisetigera*.

IV. CONCLUSIONS.

Les élevages des genres hypogés *Speocyclops* et *Graeteriella* ont permis, en se fondant d'une part sur les données d'ordre morphologique et d'autre part sur une étude biométrique, de mettre en évidence l'existence de six stades naupliens pour le genre *Speocyclops* et de cinq stades pour *Graeteriella unisetigera*.

Les résultats obtenus dans cette étude viennent corroborer les connaissances acquises concernant les

Cyclopides épigés ; il apparaît en effet que, chez les Cyclopides hypogés, de même que chez les formes épigées, il n'existe pas de règle générale fixant le nombre de stades naupliens et que celui-ci est variable selon les genres. *La vie souterraine n'a donc modifié, en aucune façon, le déroulement du développement postembryonnaire.*

Chapitre VI.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Les données concernant la morphologie des stades postembryonnaires chez les Cyclopidés hypogés font pratiquement défaut. En effet, seul SCOURFIELD (1932) a dessiné deux stades (nauplius 1 et nauplius 5 probablement) de *Speocyclops demetiensis*.

Dans ce chapitre, j'ai représenté les stades postembryonnaires des Cyclopidés suivants mis en élevage dans la grotte-laboratoire de Moulis : *Speocyclops gallicus*, *Speocyclops racovitzai* (voir également LESCHER-MOUTOUÉ, 1966) et *Graeteriella unisetigera* ;

pour les stades copépodites, j'insisterai particulièrement sur le développement de l'antennule.

Méthode : les nauplii sont fixés à l'alcool à 70° puis éclaircis à l'acide lactique, et enfin montés entre lame et lamelle dans ce même milieu. Les dessins ont été exécutés à la chambre claire O.P.L. sur microscope Nachet, à un grossissement 10×40 . Les nauplii, ainsi que le premier stade copépodite, sont représentés en vue ventrale.

I. DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE *SPEOCYCLOPS GALLICUS*.

Les adultes proviennent de la grotte de Moumouch (Hautes-Pyrénées).

1. STADES NAUPLIENS.

Nauplius 1 (fig. 10 A).

Dimensions du corps : longueur : 88 μ ; largeur : 55 μ .

Forme du corps : légèrement ovoïde.

Trois paires d'appendices.

Antennules de cinq articles ; l'article distal s'orne de trois soies.

Antennes biramées formées d'un coxa et d'un basis. Le coxa se prolonge par une lame masticatrice. Le basis, orné de trois soies et d'une rangée de fines épines, porte un endopodite formé d'un article unique (deux soies distales) et un exopodite de cinq articles dont quatre ornés chacun d'une longue soie plumeuse ; article distal avec deux soies plumeuses.

Mandibules biramées comportant coxa et basis. L'endopodite est formé d'un article basal prolongé dans sa partie médiane par un lobe masticateur porteur d'une épine chitineuse et d'une soie et, latéralement, d'un article orné de quatre soies ; exopodite de quatre segments (une soie plumeuse sur chaque segment).

Lèvre supérieure arrondie et glabre.

Une paire de soies furcales.

Opércule anal sous forme de clapet légèrement arrondi.

Nauplius 2 (fig. 10 B).

Dimensions du corps : longueur : 110 μ ; largeur : 68 μ .

Corps de forme ovale, légèrement étiré dans sa région caudale.

Quatre paires d'appendices.

Antennules de cinq articles, l'article distal orné de cinq soies plumeuses.

Antennes biramées. Coxa avec une lame masticatrice porteuse d'une soie ; une soie insérée à la base de la lame. Basis orné de trois soies et d'une rangée d'épines. Endopodite formé d'un article, terminé distalement par trois soies et porteur latéralement de deux soies. Exopodite composé de six articles dont cinq porteurs d'une longue soie plumeuse ; article terminal supportant deux soies plumeuses.

Mandibules formées d'un coxa (une soie interne), d'un basis (trois soies internes), d'un endopodite (lame masticatrice portant une épine et trois soies, article terminal porteur de cinq soies) et d'un exopodite de quatre articles, chacun orné d'une soie plumeuse.

Maxillules représentées par deux soies armées d'une ciliature raide, insérées sous l'endopodite des mandibules.

Lèvre supérieure ornée de huit petites dents.

Une paire de soies furcales.

Lèvre supérieure portant dix petites dents.

Deux paires de soies furcales, la nouvelle paire venant s'insérer latéralement par rapport à la première paire. Soies internes presque deux fois aussi longues que les soies externes.

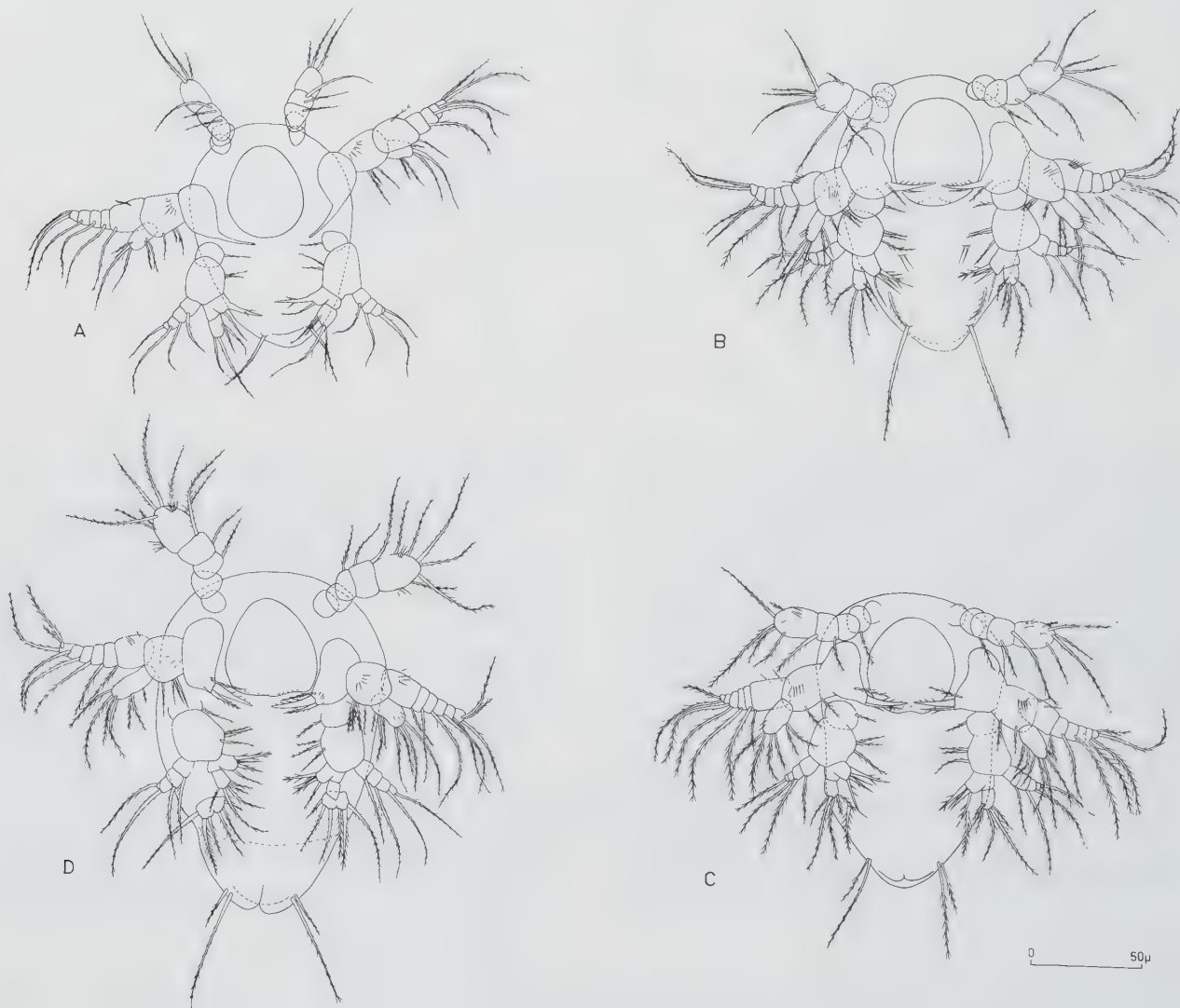


FIG. 10. — *Speocyclops gallicus*.

A : nauplius 1 ; B : nauplius 2 ; C : nauplius 3 ; D : nauplius 4 (vues ventrales).

Nauplius 3 (fig. 10 C).

Dimensions du corps : longueur : 132 μ ; largeur : 85 μ .

Corps de forme ovale, étiré au-delà des ébauches des maxillules.

Quatre paires d'appendices.

Aucune modification importante ne s'est manifestée dans la structure des antennules, des antennes, des mandibules et des maxillules. Endopodite des antennes portant quatre soies distales ; partie masticatrice des coxa formée d'une forte lame chitineuse ciliée et d'une soie raide insérée au même niveau que la lame.

La partie postérieure du corps montre l'ébauche des furca.

Nauplius 4 (fig. 10 D).

Dimensions du corps : longueur : 156 μ ; largeur : 94 μ .

Corps piriforme ; la partie antérieure est arrondie tandis que la partie postérieure est étirée. Une ligne de suture dorsale. Dès ce stade nauplien, le céphalon est différencié.

Quatre paires d'appendices.

Antennules composées de cinq articles ; six soies plumeuses sur l'article distal.

Coxa de l'antenne portant deux lames falciformes masticatrices et une soie raide. Le basis porte quatre soies. Article distal de l'exopodite de l'antenne orné de trois soies plumeuses (deux longues soies, une courte).

Mandibule semblable à celle du nauplius 3.

Maxillules formées d'une lame basale légèrement échan-crée ; endopodite et exopodite ornés de six soies plumeuses, trois de chaque côté de l'échancrure. L'avant-dernière soie latérale porte une ciliature plus dense et plus raide que celle des autres soies.

La lèvre supérieure porte douze petites dents.

Deux paires de soies furcales ; soies internes plus de deux fois plus longues que les soies externes.

Partie postérieure du corps nettement bilobée.

La lèvre postérieure porte latéralement quelques soies raides, quatorze dents et des soies raides sur sa bordure postérieure.

Trois paires de soies furcales ; la nouvelle paire de soies est interne par rapport aux deux paires préexistantes. Les soies de la nouvelle paire sont plus courtes que les précédentes.

Nauplius 6 (fig. 11 B).

Dimensions du corps : longueur : 194 μ ; largeur : 102 μ .

Corps en forme d'ovale étiré, partie postérieure légèrement effilée.

Huit paires d'appendices.

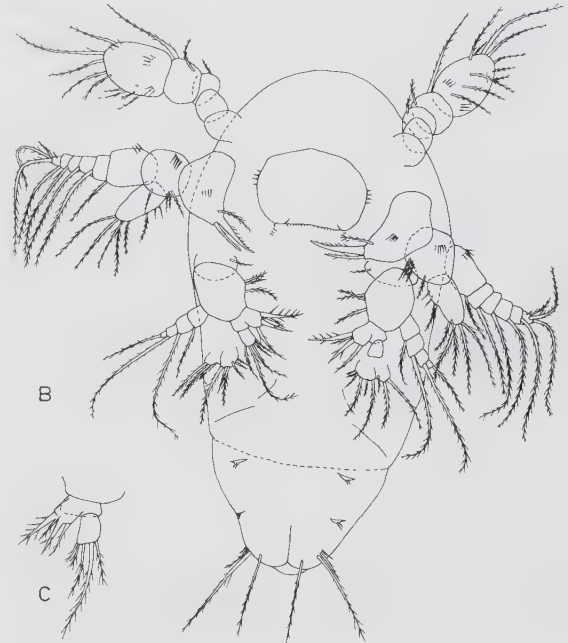
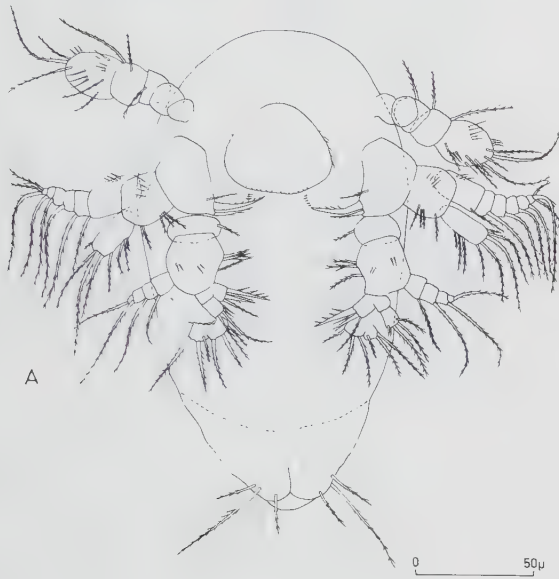


FIG. 11. — *Speocyclops gallicus*.

A : nauplius 5 ; B : nauplius 6 (vues ventrales).

C : détail de l'endopodite de la mandibule du nauplius 6.

Nauplius 5 (fig. 11 A).

Dimensions du corps ; longueur : 179 μ ; largeur : 102 μ .

Corps étiré, ovale. On distingue très nettement le céphalon de la partie postérieure. De légères invaginations de la partie postérieure préfigurent la future segmentation.

Quatre paires d'appendices.

Antennules de cinq articles ; l'article distal est orné de nombreuses soies d'inégales longueurs.

Endopodite des antennes porteur de cinq soies distales et de trois soies latérales.

Mandibules semblables à celles du nauplius 4.

Maxillules avec une lame basale bilobée ; les soies internes de chaque lobe sont nettement plus courtes que les autres (six soies au total, trois par lobe).

Antennules, antennes, mandibules semblables à celles du nauplius 5 (voir détail de la partie masticatrice de la mandibule, fig. 11 C).

Maxillules nettement bilobées ; le lobe interne porte six soies d'inégales longueurs, le lobe externe porte trois soies.

Maxilles sous forme d'ébauches (deux bourrelets situés sous les maxillules).

Maxillipèdes représentés par deux replis chitineux latéro-ventraux.

Les première et seconde paires de pattes natatoires apparaissent dans la région postérieure du corps. Ce sont des expansions chitineuses qui, sur les exemplaires vus de profil, s'écartent du corps. Les expansions sont prolongées par deux courtes épines.

La lèvre supérieure porte latéralement des soies raides ; de nombreuses dents et soies ornent la bordure posté-

rieure. On observe des rangées de poils disposées de part et d'autre de l'ouverture buccale.

Quatre paires de soies furcales : les soies de la quatrième paire sont insérées latéralement par rapport aux précédentes ; elles sont très courtes.

2. STADES COPÉPODITES.

Copépodite I (fig. 12 A).

Dimensions : longueur du corps : 270 μ ; largeur du céphalothorax : 102 μ .

Nombre de segments : 5.

Neuf paires d'appendices, dont sept sur le céphalothorax.

Antennules de six articles (coxa, basis, endopodite formé de quatre articles).

Antennes uniramées, de cinq articles.

Mandibules totalement modifiées en organes masticateurs ; la plaque basale (coxa) est prolongée vers la partie médiane par des épines et des dents fortement chitinisées. Le palpe est inexistant.

Maxillules formées d'une gnathobase (précoxa, coxa, basis) possédant dans sa partie antérieure de fortes dents chitineuses ; le palpe est orné de quatre soies et d'un prolongement porteur de trois soies.

Maxilles composées de plusieurs articles : basis avec une soie et un prolongement orné distalement de deux soies, exopodite avec deux soies spiniformes, endopodite bilobé, un lobe portant cinq soies, et l'autre portant deux épines et une soie.

Maxillipèdes constitués par quatre articles : coxa glabre, basis portant une soie, endopodite de deux articles (une soie sur le premier article, deux soies sur l'article distal).

Mandibules, maxillules, maxilles et maxillipèdes sont comparables par leur structure à ceux de l'adulte.

Première paire de pattes natatoires biramée ; précoxa, coxa et basis (une soie externe) sont bien différenciés. Exopodite et endopodite uniarticulés (quatre épines et quatre soies sur l'exopodite ; une soie, une épine et trois soies sur l'endopodite). Une soie externe sur le basis.

Deuxième paire de pattes natatoires biramée ; précoxa, coxa et basis (une soie externe). Exopodite et endopodite uniarticulés (quatre épines et trois soies sur l'exopodite ; une soie, une épine et trois soies sur l'endopodite).

Troisième paire de pattes natatoires à l'état d'ébauches. Elles sont représentées par trois soies insérées sur le rebord postérieur du troisième segment thoracique.

Opercule anal semi-circulaire.

Branches furcales portant une soie latérale, une soie dorsale et quatre soies apicales ; soie apicale médiane externe ténue, bien visible à un très fort grossissement microscopique ; soie apicale interne seule bien développée.

Copépodite II (fig. 12 B).

Dimensions : longueur du corps : 338 μ ; largeur du céphalothorax : 123 μ .

Nombre de segments : 6.

Dix paires d'appendices.

Antennules composées de sept articles.

Branches furcales présentant l'ornementation définitive (une soie latérale, une soie dorsale, deux courtes soies apicales, deux soies apicales médianes, l'interne étant déjà bien développée).

Copépodite III (fig. 19).

Dimensions : longueur du corps : 412 μ ; largeur du céphalothorax : 133 μ .

Nombre de segments : 7.

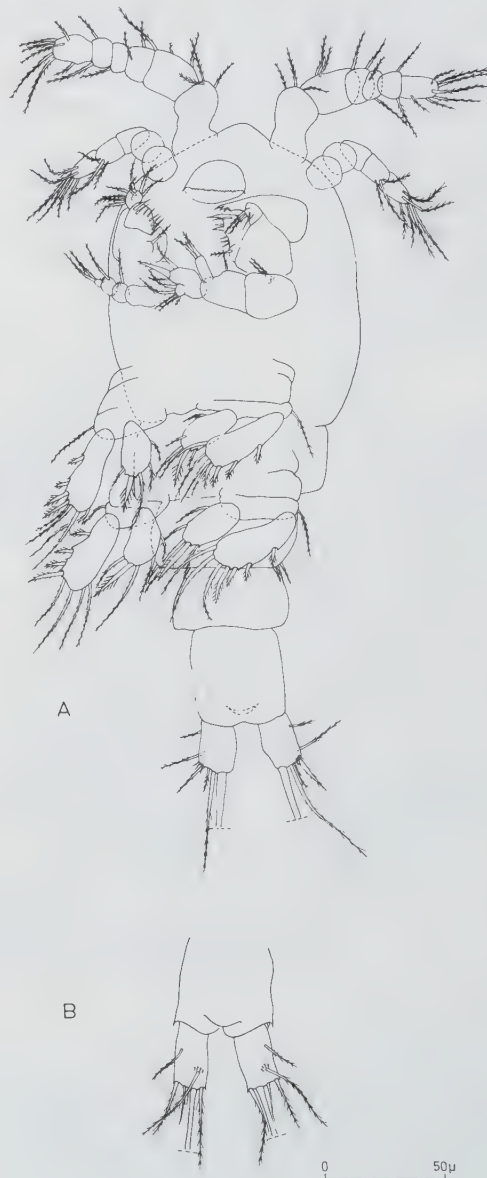


FIG. 12. — *Speocyclops gallicus*.

A : copépodite I (vue ventrale).

B : branches furcales du copépodite II (vue dorsale).

Onze paires d'appendices ; les quatre paires de pattes natatoires sont fonctionnelles ; la cinquième paire de pattes est présente sous forme d'ébauche.

Antennules de neuf articles.

Copépodite IV (fig. 19).

Dimensions : longueur du corps : 396 μ ; largeur du céphalothorax : 131 μ .

Nombre de segments : 8.

Douze paires d'appendices ; sixième paire de pattes sous forme d'ébauches.

Antennules de dix articles.

Copépodite V (fig. 19).

Dimensions : longueur du corps : 472 μ ; largeur du céphalothorax : 166 μ .

Nombre de segments : 9.

Antennules de onze articles.

Le dernier stade copépodite (subadulte) se transformera, au moment de la mue, en adulte. Le corps du mâle se compose de dix segments. La femelle ne possède que neuf segments : en effet, lors de la dernière mue, alors que le dernier segment abdominal du subadulte se scinde en deux, les deux premiers segments abdominaux fusionnent pour constituer le segment génital.

II. DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE *SPEOCYCLOPS RACOVITZAI*.

Les adultes proviennent de la grotte de Mont-de-Chac (Haute-Garonne).

1. STADES NAUPLIENS.

Je reproduis rapidement la description des trois premiers stades naupliens qui a été donnée dans un travail

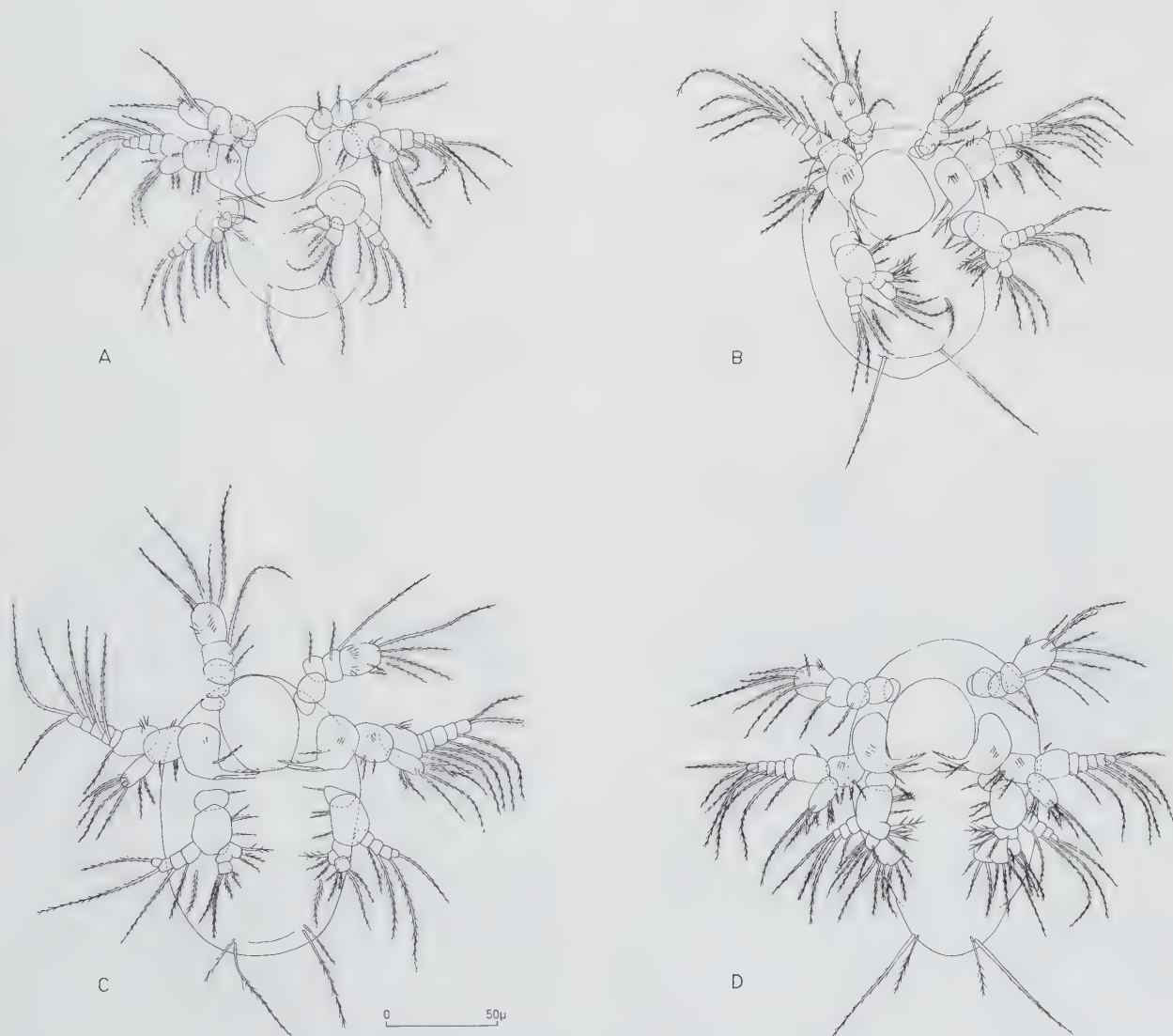


FIG. 13. — *Speocyclops racovitzai*.

A : nauplius 1 ; B : nauplius 2 ; C : nauplius 3 ; D : nauplius 4 (vues ventrales).

précédent (LESCHER-MOUTOUÉ, 1966) et je détaillerai les stades nauplius 4, nauplius 5 et nauplius 6 qui n'avaient pas encore été reconnus.

Nauplius 1 (fig. 13 A).

Dimensions du corps : longueur : 94 μ ; largeur : 65 μ .

Trois paires d'appendices.

Antennules de cinq articles ; antennes et mandibules pourvues d'un endopodite et d'un exopodite.

Une paire de soies furcales.

Nauplius 2 (fig. 13 B).

Dimensions du corps : longueur : 120 μ ; largeur : 76 μ .

Quatre paires d'appendices ; maxillule représentée par une soie à ciliature raide.

Nauplius 3 (fig. 13 C).

Dimensions du corps : longueur : 136 μ ; largeur : 82 μ .

Pas d'appendices nouveaux, le nombre étant toujours de quatre paires.

Deux paires de soies furcales, la seconde paire s'insère extérieurement à la première paire présente chez les deux stades naupliens précédents.

Nauplius 4 (fig. 13 D).

Dimensions du corps : longueur : 150 μ ; largeur : 90 μ .

Corps de forme ovale, étiré postérieurement ; le céphalon commence à s'individualiser.

Quatre paires d'appendices.

Antennules de cinq articles.

Antennes biramées constituées par un coxa, un basis, un endopodite et un exopodite. Coxa prolongé du côté de l'ouverture buccale par une forte lame chitineuse, une

épine et une soie. Basis orné de trois soies ; endopodite portant trois soies latérales et cinq soies distales ; exopodite de six articles ornés chacun d'une soie plumeuse ; l'article terminal est pourvu de deux soies supplémentaires.

Mandibules biramées avec coxa et basis ; ce dernier supporte l'endopodite ; l'article basal de l'endopodite est orné d'une soie et porte un prolongement terminé par quatre addendes, cependant que l'article terminal supporte cinq soies distales. Exopodite des mandibules composé de quatre articles porteurs, chacun, d'une longue soie ciliée.

Maxillules constituées d'une lame basale divisée en deux parties par une petite échancrure ; six soies réparties régulièrement (trois de chaque côté de l'échancrure).

Lèvre supérieure armée de petites dents.

Deux paires de soies furcales.

Nauplius 5 (fig. 14 A).

Dimensions du corps : longueur : 169 μ ; largeur : 98 μ .

Corps de forme étirée, divisé en deux parties par une suture dorsale se poursuivant sur les côtés.

Quatre paires d'appendices.

Antennules de cinq articles ; ciliature dense sur l'article distal.

Antennes et mandibules semblables à celles du nauplius 4.

Maxillules nettement bilobées ; la lame interne porte quatre soies d'inégale longueur, la lame externe trois soies.

Trois paires de soies furcales ; la troisième paire de soies s'insère en position médiane entre les deux paires présentes dès le nauplius 3.

Nauplius 6 (fig. 14 B).

Dimensions du corps : longueur : 186 μ ; largeur : 106 μ .

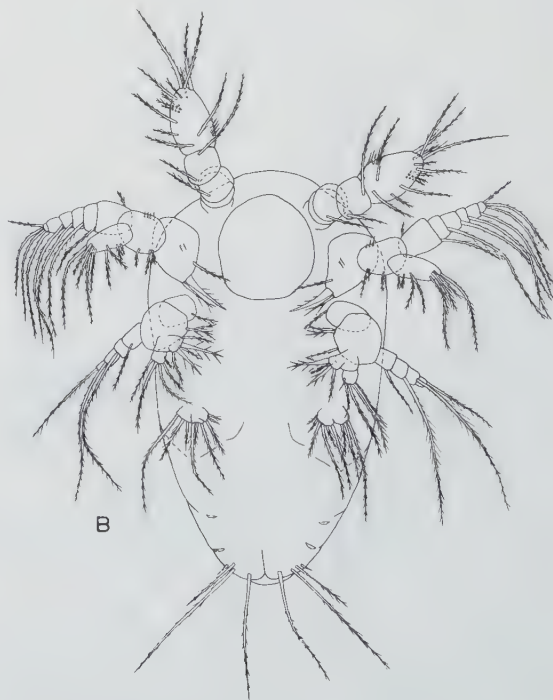
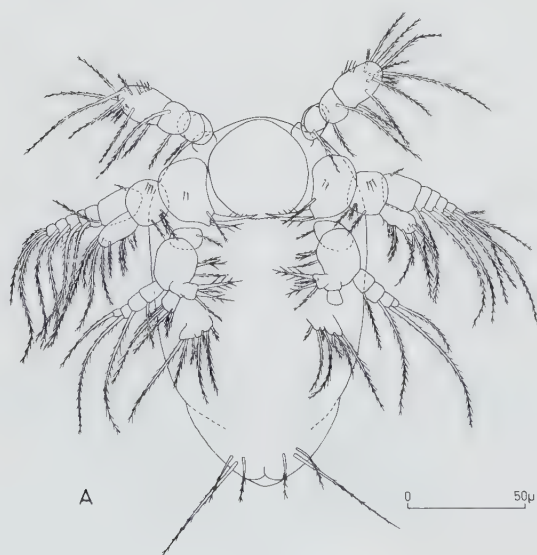


FIG. 14. — *Speocyclops racovitzai*.
A : nauplius 5 ; B : nauplius 6 (vues ventrales).

Corps de forme très allongée.

Huit paires d'appendices.

Antennules, antennes et mandibules semblables à celles du nauplius 5.

Maxillules bilobées portant six soies sur la lame interne et trois sur la lame externe.

Maxilles et maxillipèdes sous forme d'ébauches prenant place entre les maxillules.

Les première et seconde paires de pattes natatoires apparaissent sous forme d'ébauches ; ce sont de très petites lames chitineuses sur lesquelles on distingue parfois deux légers bourrelets.

Quatre paires de soies furcales ; la quatrième paire occupe une position latérale par rapport aux précédentes, les soies sont très courtes.

2. STADES COPÉPODITES (fig. 15).

A chaque mue, le corps de l'animal s'accroît d'un segment. Le copépodite I (5 segments) possède deux paires de pattes natatoires ; les soies furcales sont au nombre de quatre paires (fig. 15 A). Chez le copépodite II (6 segments) les furca ont acquis le type d'ornementation qui persistera chez l'adulte avec les mêmes caractères : soies apicales, externe et interne, spiniformes, et soies apicales médianes plus développées ; la médiane externe est ici de très

faible taille (fig. 15 B). Le copépodite III (7 segments) possède quatre paires de pattes natatoires fonctionnelles, la cinquième paire de pattes demeurant à l'état d'ébauche. Les copépodites IV (8 segments) et V (9 segments), enfin les adultes mâles (10 segments) ou femelles (9 segments), apparaissent ensuite.

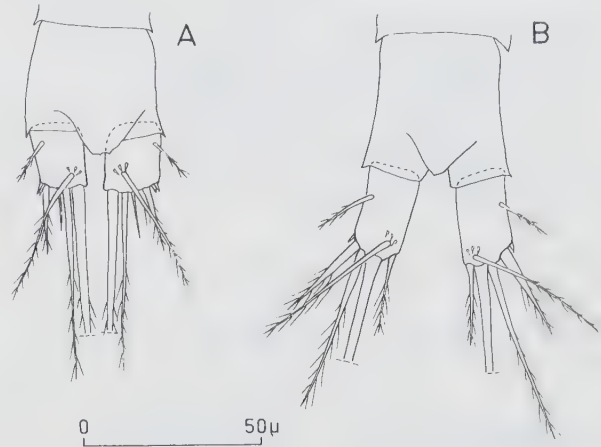


FIG. 15. — *Speocyclops racovitzai*.
A : branches furcales du copépodite I ; B : branches furcales du copépodite II (vues dorsales).

III. DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE *GRAETERIELLA UNSETIGERA*.

Les adultes proviennent du sous-écoulement du Lez, affluent de rive gauche du Salat ; la récolte a été effectuée à Moulis (Ariège).

1. STADES NAUPLIENS.

Nauplius 1 (fig. 16 A).

Dimensions du corps : longueur : 85 μ ; largeur : 64 μ .

Forme du corps : très légèrement ovoïde.

Trois paires d'appendices.

Antennules de cinq articles.

Antennes biramées se composant d'un coxa, prolongé par une lame masticatrice, et d'un basis. Le basis est orné par deux soies ; il porte un endopodite, formé d'un seul article, et un exopodite de cinq articles (article distal terminé par deux soies, les autres articles ornés d'une soie).

Mandibules biramées formées d'un coxa et d'un basis (deux soies internes). Endopodite représenté par un article, orné de quatre soies, supportant intérieurement un lobe masticateur prolongé par une forte dent chitineuse et par une soie raide. Exopodite de quatre segments ; les trois segments distaux portent une soie.

Une paire de soies furcales.

Nauplius 2 (fig. 16 B).

Dimensions du corps : longueur : 104 μ ; largeur : 66 μ .

Corps allongé.

Quatre paires d'appendices.

Antennules constituées de cinq articles.

Antennes biramées. Coxa pourvu d'un prolongement chitineux en direction de l'ouverture buccale et d'une soie ; basis supportant l'endopodite (trois soies distales) et l'exopodite (six articles portant chacun une soie plumeuse ; deux soies sur l'article terminal).

Mandibules composées d'un coxa, d'un basis, d'un endopodite (prolongement de l'article basal portant trois épines et une soie, cinq soies sur le second article) et d'un exopodite ; l'exopodite est formé de quatre articles, les trois derniers étant ornés chacun d'une longue soie.

Maxillules à peine ébauchées représentées par une soie à ciliature dense et raide.

Une paire de longues soies furcales.

Nauplius 3 (fig. 16 C).

Dimensions du corps : longueur : 122 μ ; largeur : 72 μ .

Corps allongé et étiré au-delà de l'emplacement des maxillules.

Quatre paires d'appendices.

Antennules et antennes semblables à celles du nauplius 2 ; trois soies distales sur l'article terminal de l'exopodite antennaire et quatre soies terminales sur l'endopodite ; coxa porteur d'une expansion chitineuse et d'une soie raide.

Mandibules et maxillules sans modifications.

Deux paires de soies furcales ; la seconde paire se situe de part et d'autre de la première paire ; les soies sont près de deux fois plus courtes.

Nauplius 4 (fig. 16 D).

Dimensions du corps : longueur : 142 μ ; largeur : 81 μ .

Corps allongé ; on distingue une ligne de suture dorsale.

Quatre paires d'appendices.

Huit paires d'appendices.

Antennules, antennes et mandibules semblables à celles des stades précédents ; la ciliature est plus dense sur l'article distal de l'antennule et sur l'endopodite de l'antenne.



FIG. 16. — *Graeteriella unisetigera*.

A : nauplius 1 ; B : nauplius 2 ; C : nauplius 3 ; D : nauplius 4 ; E : nauplius 5 (vues ventrales).

Antennules, antennes et mandibules identiques à celles du stade nauplien 3.

Maxillule constituée d'une pièce basale unique, divisée en deux lobes ; trois soies sur chaque lobe.

Deux paires de soies furcales.

Nauplius 5 (fig. 16 E).

Dimensions du corps : longueur : 160 μ ; largeur : 87 μ .

Corps de forme ovale, divisé en deux parties.

Lame basale de la maxillule nettement bilobée ; cinq soies sur le lobe interne, trois soies sur le lobe externe.

Maxilles et maxillipèdes à peine ébauchés ; ils apparaissent comme des épaissements chitineux peu visibles prenant place entre les maxillules (maxilles) et au-dessous des maxillules (maxillipèdes).

Première et seconde paires de pattes natatoires à peine ébauchées ; chaque patte est représentée par deux

addendés (endopodite et exopodite) insérés sur un bourrelet chitineux.

Trois paires de soies furcales ; la troisième paire s'insère en position interne par rapport aux autres paires reconnues dès le stade nauplien 3.

Remarque. Le premier article de l'exopodite de la mandibule est constamment dépourvu de soie plumeuse. Ce caractère permet de différencier aisément les stades naupliens de *Graeteriella unisetigera* de ceux des autres espèces évoquées dans ce travail.

2. STADES COPÉPODITES.

Le développement postembryonnaire du genre *Graeteriella* n'ayant fait jusqu'à ce jour l'objet d'aucun travail, un schéma de chacun des stades copépodites a été donné.

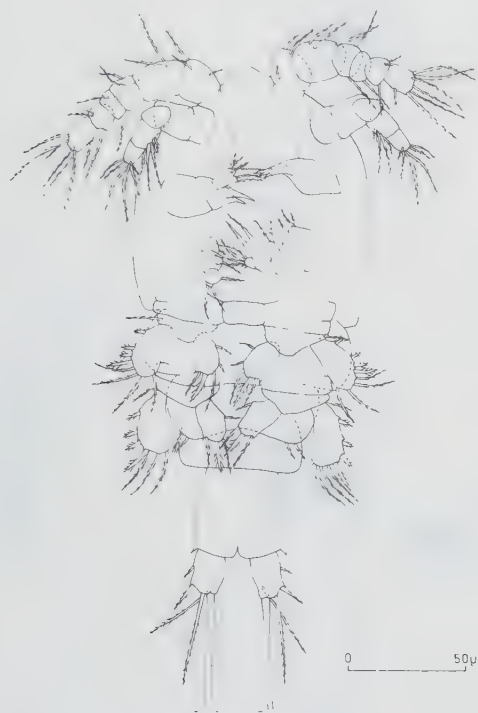


FIG. 17. — *Graeteriella unisetigera* : copépodite I (vue ventrale).

Copépodite I (fig. 17 et 18 A).

Longueur du corps sans les soies furcales : 190 μ ; largeur du céphalothorax : 84 μ .

Neuf paires d'appendices, soit sept sur le céphalothorax et une sur chacun des deux premiers segments thoraciques.

Antennules de six articles.

Antennes composées d'un coxa et d'un basis partiellement soudés, et d'un endopodite formé de trois articles.

Les mandibules, les maxillules, les maxilles et les maxillipèdes ont acquis la structure qui sera conservée jusqu'au stade adulte.

Première paire de pattes natatoires biramées ; exopodite et endopodite uniarticulés (quatre épines et quatre soies sur l'exopodite ; une soie, une épine et deux soies sur l'endopodite).

Troisième paire de pattes natatoires à peine ébauchée, représentée par deux soies insérées sur le bord postérieur du second segment thoracique.

Branches furcales portant une soie latérale, une soie dorsale et trois soies terminales, la soie apicale interne étant la plus développée.

Copépodite II (fig. 18 B).

Longueur du corps : 240 μ ; largeur du céphalothorax : 97 μ .

Nombre de segments du corps : 6.

Antennule de sept articles.

Les branches furcales ont acquis leur armature apicale définitive.

Copépodite III (fig. 18 C).

Longueur du corps : 280 μ ; largeur du céphalothorax : 105 μ .

Nombre de segments du corps : 7.

Antennule de neuf articles.

Les quatre paires de pattes natatoires sont fonctionnelles.

Copépodite IV (fig. 18 D).

Longueur du corps : 308 μ ; largeur : 110 μ .

Nombre de segments du corps : 8.

Antennule de dix articles.

Copépodite V (fig. 18 E).

Longueur du corps : 398 μ ; largeur du corps : 119 μ .

Nombre de segments du corps : 9.

Antennule de onze articles.

Une dernière mue transforme l'animal en adulte.

IV. DÉVELOPPEMENT DE L'ANTENNULE DES ESPÈCES APPARTENANT AUX GENRES *SPEOCYCLOPS* ET *GRAETERIELLA*.

Le développement de tous les appendices céphaliques et thoraciques dépassant le cadre de ce travail, je me bornerai à étudier le développement de l'antennule chez *Speocyclops gallicus* et *Graeteriella brehmi*.

Chez toutes les espèces connues jusqu'à ce jour appartenant aux genres *Speocyclops* et *Graeteriella*, l'antennule se compose de onze articles. GURNEY (1933) attribue la réduction du nombre d'articles de l'antennule des Cyclopidés à la persistance de carac-

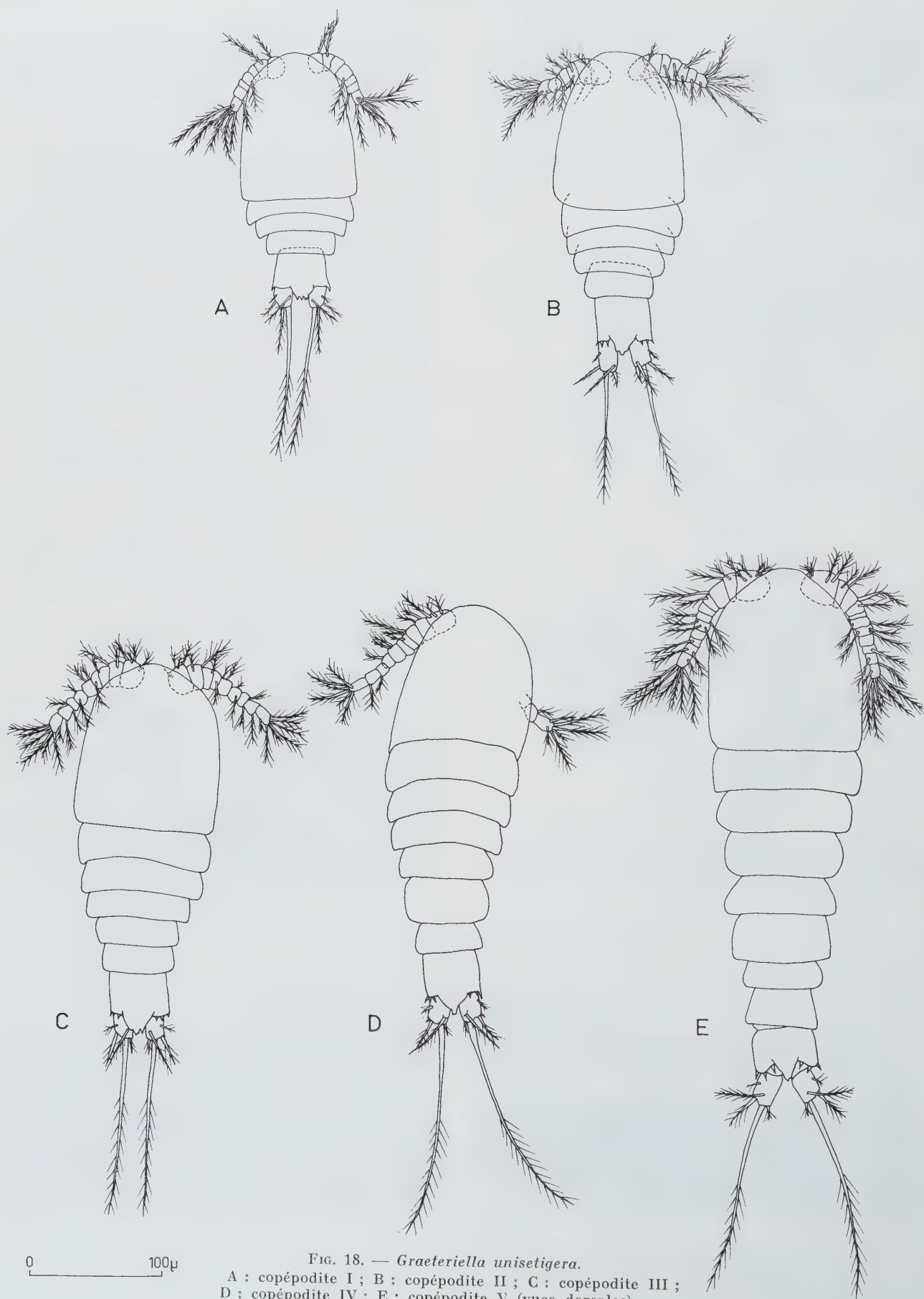


FIG. 18. — *Graeteriella unisetigera*.
 A : copépodite I ; B : copépodite II ; C : copépodite III ;
 D : copépodite IV ; E : copépodite V (vues dorsales).

tères larvaires chez l'adulte ; selon cet auteur, le nombre « normal » d'articles chez les Cyclopidae serait de dix-sept ; dans le même travail, GURNEY reprend les données de CLAUS (1858), de MANFREDI (1925), de GELMINI (1928) et de LUCKS (1929) ; il donne un schéma concernant le développement de l'antennule pour plusieurs genres de Cyclopidae dulçaquicoles.

Les figures 19 et 20 représentent les divers aspects pris par l'antennule au cours des cinq stades copépodites chez les femelles de *Speocyclops gallicus* et

TABLEAU V.

Développement de l'antennule
des espèces appartenant aux genres *Speocyclops*
et *Graeteriella*.

Copépodite I	1	2	3	4	5	6
Copépodite II	1	2	3	4	5	6
Copépodite III	1	2	3	4	5	6
Copépodite IV	1	2	3	4	5	6
Copépodite V	1	2	3	4	5	6
Adulte ♀	1	2	3	4	5	6

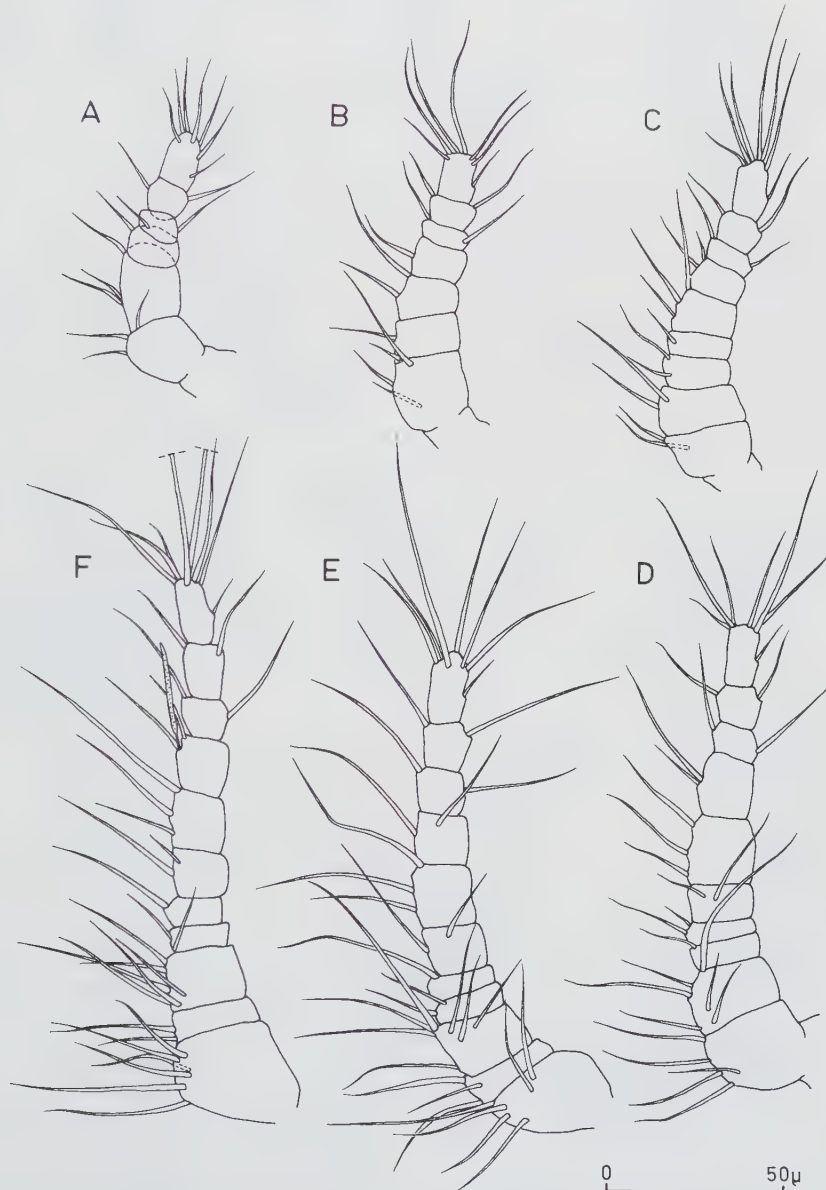


FIG. 19. — *Speocyclops gallicus* : développement de l'antennule chez les différents stades copépodites et la femelle. A : copépodite I ; B : copépodite II ; C : copépodite III ; D : copépodite IV ; E : copépodite V ; F : femelle.

de *Graeteriella brehmi*. Ces figures permettent de constater d'une part l'augmentation du nombre des articles et d'autre part le développement croissant de la chétotaxie.

Le tableau V rend compte du développement de l'antennule tel que je l'ai observé chez *Speocyclops* et *Graeteriella*.

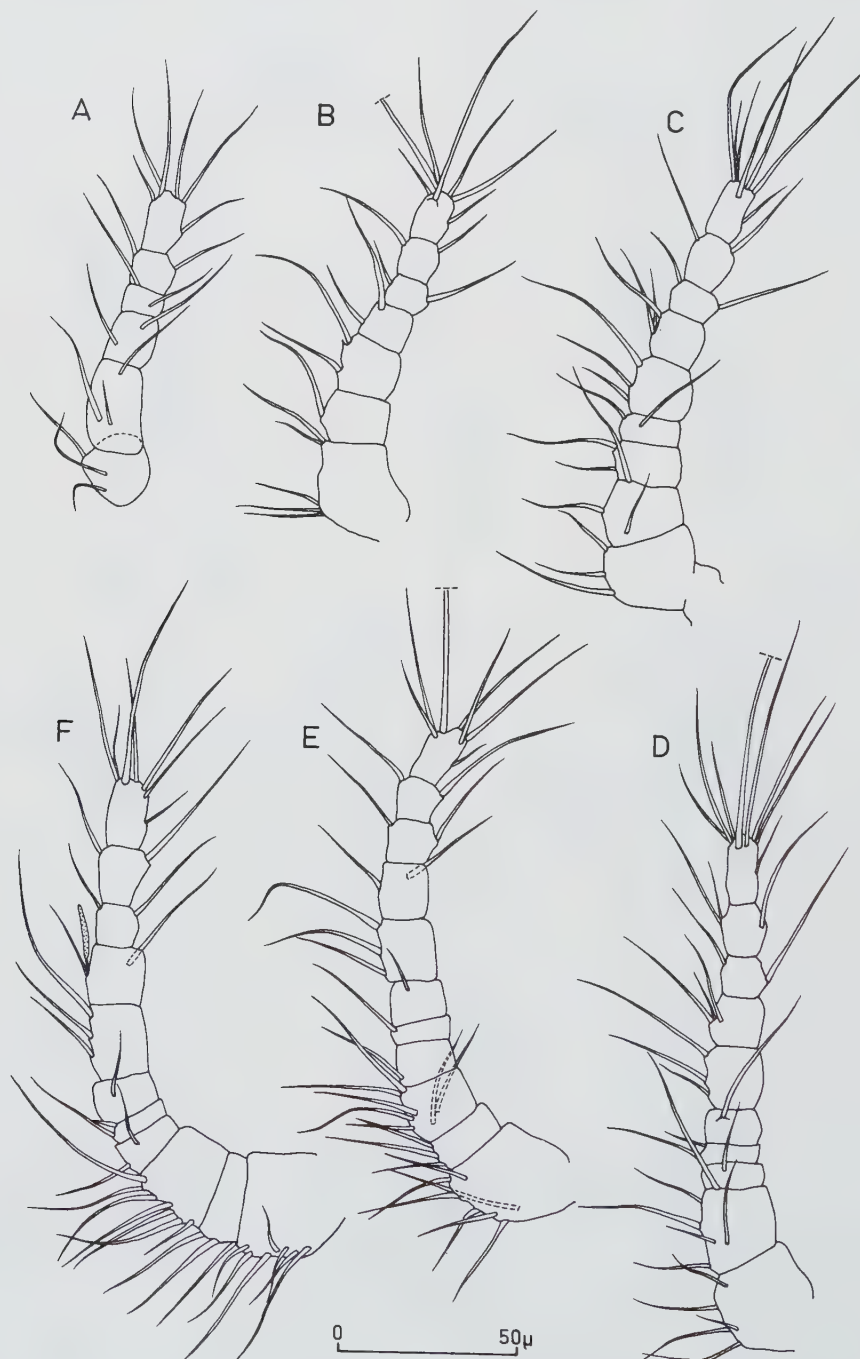


FIG. 20. — *Graeteriella brehmi* : développement de l'antennule chez différents stades copépodites et la femelle. A : copépodite I ; B : copépodite II ; C : copépodite III ; D : copépodite IV ; E : copépodite V ; F : femelle.

V. CONCLUSIONS.

Au terme de cette étude morphologique des étapes qui conduisent les Cyclopidés hypogés des genres *Speocyclops* et *Graeteriella* de l'éclosion de l'œuf à l'état adulte, il est désormais possible de formuler les conclusions suivantes :

1 — Le développement postembryonnaire de *Speocyclops gallicus* et de *Sp. racovitza* comprend six stades naupliens et cinq stades copépodites ; *Graeteriella unisetigera*, au contraire, ne présente que cinq stades naupliens et cinq stades copépodites ; on dénombre ainsi onze mues de métamorphose dans le premier cas et dix dans le second cas.

2 — Les jeunes éclosent au stade nauplius caractérisé par trois paires d'appendices (antennules, antennes, mandibules) ; les stades naupliens suivants (également nommés « métanauplius ») se différencient soit par l'apparition d'appendices ou le développement d'appendices préexistants, soit par l'apparition de paires de soies furcales supplémentaires.

3 — Les stades copépodites dont le nombre est fixé à cinq, quel que soit le genre considéré, sont immédiatement reconnaissables au nombre de segments du corps. Le passage d'un stade à l'autre se traduit par des modifications très strictes, et caractéristiques, qu'illustre de façon saisissante l'évolution des antennules.

Chez *Speocyclops* et *Graeteriella* l'antennule du copépodite I (cinq segments) présente six articles (ceci semble être selon GURNEY, 1933, la règle chez les

Cyclopidés) ; celle du copépodite II possède sept articles. Les antennules des copépodites III, IV et V ont respectivement neuf, dix et onze articles.

Si l'on se réfère au travail de DUKINA (1956), il n'apparaît aucune différence essentielle entre les larves des Cyclopidés épigés et hypogés.

De même, ROUCH (1968 a) a montré que les Harpacticidés hypogés *Bryocamptus pyrenaicus* et *Antrocamptus catherinae* ont le même nombre de stades postembryonnaires que les formes épigées.

Microcharon marinus et *Angeliella phreaticola*, Isopodes interstitiels vivant dans les eaux saumâtres du littoral méditerranéen ont, en revanche, un développement légèrement condensé par rapport à celui de *Jaera albifrons* (COINEAU, 1971).

Pour l'Amphipode *Niphargus virei*, GINET (1960, p. 342) signale que « dans l'ensemble, le déroulement des divers processus biologiques est *fondamentalement comparable* chez les Gammariens des eaux superficielles et chez *Niphargus* ».

Ainsi peut-on dire que pour les Cyclopidés, aussi bien que pour d'autres Crustacés troglobies, il ne paraît pas exister, du point de vue morphologique, de différences entre les formes épigées et hypogées quant aux divers stades ou étapes du développement postembryonnaire.

Chapitre VII.

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

L'étude morphologique du développement post-embryonnaire des genres hypogés *Speocyclops* et *Graeteriella* a montré qu'il n'existe aucune différence fondamentale entre ceux-ci et les genres épigés, tant par le nombre des stades que par l'ordre d'apparition et la structure des appendices. Ce chapitre est consacré à l'étude de la durée des différentes étapes biologiques des Cyclopidés hypogés : développement de l'œuf depuis le moment de la ponte jusqu'à l'éclosion, et développement postembryonnaire.

Les données qui sont notées dans les lignes suivantes se fondent exclusivement sur l'observation des élevages entretenus dans la grotte-laboratoire de Moulis ; le temps-origine choisi est le jour de la ponte. Les durées sont exprimées en jours. Un certain nombre de valeurs manquent de précision car, dans certains cas, il n'a pas été possible de suivre tous les œufs jusqu'à l'état adulte. Il en résulte que quelques durées moyennes calculées du développement ne sont pas exactement égales à la somme des valeurs obtenues pour les développements embryonnaire et postembryonnaire. D'autre part, l'importance des variations individuelles rend parfois diffi-

cile l'interprétation des résultats ; ces variations reconnues pour les Cyclopidés épigés sont, semble-t-il, extrêmement importantes chez les espèces hypogées.

Certains sigles sont devenus désormais classiques pour exprimer les données relatives aux durées du développement des Cyclopidae (DUSSART, 1969) ; je les utiliserai dans cette étude.

Le symbole choisi pour indiquer la durée du développement de l'œuf, depuis la ponte jusqu'à l'éclosion est : De (cette valeur constitue une des données de base utilisées en biologie quantitative). De la même façon seront déterminées : Dn , durée du développement des stades naupliens (depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose du dernier nauplius en premier copépodite) et Dc , durée du développement des stades copépodites.

Ainsi, la durée totale du développement postembryonnaire sera : $Dp = Dn + Dc$.

La durée du développement s'exprimera par : $D = De + Dp$.

I. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS DEPUIS LA PONTE JUSQU'À L'ÉCLOSION.

Dans la plupart des cas, les élevages ont été contrôlés quotidiennement ; j'ai estimé la valeur de De comme correspondant à l'intervalle de temps compris entre le moment où j'ai observé les œufs et celui où j'ai vu le nauplius 1.

Chez les Copépodes épigés, l'éclosion des œufs survient en général rapidement après la ponte. Ainsi, à 18°C, l'œuf d'*Eudiaptomus gracilis* demande trois jours environ pour éclore (ELSTER, 1954) ; la moyenne est pour *Calanus hyperboreus* de 66 heures à 4°C-

6°C (valeurs extrêmes : 26 et 90 heures) pour donner naissance aux nauplii (CONOVER, 1967). Citons également les importants travaux de GRAS et SAINT-JEAN (1969) et de GRAS (1970) qui ont indiqué les valeurs de Δt pour plusieurs espèces : à 22°C, Δt est égal à 56 heures pour *Mesocyclops leuckarti*, 49 heures pour *Thermocyclops neglectus* et 51 heures pour *Th. incisus circusi* d'une part, 67 heures pour *Tropodiptomus incognitus* d'autre part. Nous verrons, dans le chapitre suivant, que ces valeurs sont susceptibles de varier en fonction de la température d'expérience.

Les résultats consignés dans ce mémoire expriment la durée de développement des œufs des Cyclopidés hypogés élevés à la température de 11,5°C (grotte-laboratoire de Moulis).

1. *Speocyclops gallicus*.

Les adultes proviennent de la grotte de Moumouch (Hautes-Pyrénées).

Sur un total de 55 œufs isolés, j'ai obtenu 50 éclosions, soit 90,5 % de réussite. WALTER, en 1922, signale que 13 à 20 % seulement des œufs d'*Acantho-*

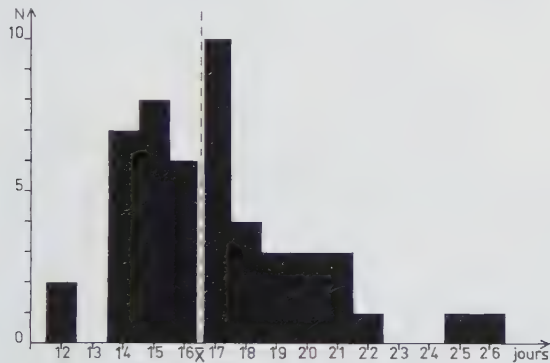


FIG. 21. — *Speocyclops gallicus* : répartition des éclosions en fonction de la durée du développement de l'œuf à la température de 11,5°C (en abscisses : temps en jours ; en ordonnées : nombre d'éclosions).

cyclops (*Megacyclops*) *viridis* se développent normalement ; 70 œufs d'*Acanthocyclops vernalis* ont fourni, en élevage, trois adultes au total, soit 4,28 % de succès (ROY, 1932).

La répartition des éclosions en fonction du temps est représentée schématiquement sur la figure 21.

Résultats. — Moyenne : $\bar{X} = 16,960$

— Ecart-type : $s = 0,408$

— Variance : $s^2 = 0,166$

— Nombre d'observations : $N = 50$.

Les œufs de *Speocyclops gallicus* mettent donc de 10 à 26 jours pour éclore, la moyenne s'établissant à 17 jours.

2. *Speocyclops racovitzai*

(forme des Trois-Cloches).

Grotte des Trois-Cloches, Tarn.

Sur les 12 œufs isolés, 8 d'entre eux ont éclos (66,6 % de réussite).

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau VI.

TABLEAU VI.

Durée du développement
des œufs de *Speocyclops racovitzai*
(forme des Trois-Cloches).

Date de la ponte	Date de l'éclosion	De en jours
3.I.1967	18.I.1967	15
3.I.1967	18.I.1967	15
3.I.1967	18.I.1967	15
3.I.1967	18.I.1967	15
7.I.1967	20.I.1967	13
9.I.1967	20.I.1967	11
8.I.1967	20.I.1967	12
11.I.1967	23.I.1967	12
$\bar{X} = 13,50$		
$s = 0,597$		
$s^2 = 0,357$		
$N = 8$		

Les œufs de *Speocyclops racovitzai* (forme des Trois-Cloches) éclosent donc, en moyenne, entre les treizième et quatorzième jours après la ponte.

3. *Speocyclops racovitzai*.

TABLEAU VII.

Durée du développement
des œufs de *Speocyclops racovitzai*.

Provenance	Date de la ponte	Date de l'éclosion	De en jours
Estelas	4.XI.1965	18.XI.1965	14
	4.XI.1965	22.XI.1965	18
Montchac	12.IV.1972	28.IV.1972	16

En moyenne, les œufs de *Speocyclops racovitzai* éclosent le quatorzième jour après la ponte.

4. *Graeteriella unisetigera*.

Les adultes ont été récoltés dans le sous-écoulement du Lez (Moulis, Ariège).

TABLEAU VIII.
Durée du développement
des œufs de *Graeteriella unisetigera*.

Date de la ponte	Date de l'éclosion	De en jours
23.I.1967	31.I.1967	8
18.XII.1967	5.I.1968	18
27.IV.1968	4.V.1968	8
10.X.1968	25.X.1968	15

Douze jours environ sont nécessaires pour que les œufs de *Graeteriella unisetigera* éclosent.

5. *Acanthocyclops stammeri westphalicus*.

Les adultes ont été récoltés dans le sous-écoulement du Nert (Rivèrenert, Ariège). Les femelles portent leurs œufs jusqu'à la naissance des nauplii ; la date de l'éclosion est connue à un, deux ou quatre jours près. Sur le tableau IX figurent les dates d'observation des éclosions.

Tous les œufs ayant fait l'objet de ce contrôle se sont développés.

TABLEAU IX.
Durée du développement
des œufs d'*Acanthocyclops stammeri westphalicus*.

Date de la ponte	Date d'observation de l'éclosion	De en jours
8.III.1968	22.III.1968	14 ± 1
8.III.1968	22.III.1968	14 ± 1
8.III.1968	22.III.1968	14 ± 1
15.III.1968	27.III.1968	13
15.III.1968	27.III.1968	13
16.III.1968	1.IV.1968	15 ± 1
16.III.1968	1.IV.1968	15 ± 1
27.IV.1968	14.V.1968	14 ± 4
27.IV.1968	14.V.1968	14 ± 4
9.I.1969	27.I.1969	16 ± 2
9.I.1969	27.I.1969	16 ± 2
9.I.1969	27.I.1969	16 ± 2
$\bar{X} = 14,50$		
$s = 0,313$		
$s^2 = 0,098$		
$N = 12$		

Il faut donc de quatorze à quinze jours pour que les œufs d'*Acanthocyclops stammeri westphalicus* éclosent.

6. Remarques et conclusions.

a — Afin de comparer les résultats obtenus concernant la valeur de De pour des espèces hypogées avec les valeurs relatives aux espèces d'origine épi-gée, j'ai relevé dans les mêmes conditions, dans la grotte-laboratoire de Moulis, *Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops serrulatus* et *Diacyclops languidoides*, et déterminé De de la même façon. Les valeurs moyennes de De s'établissent comme suit.

— *P. fimbriatus* : De = 5 jours

— *E. serrulatus* : De = 8 jours

— *D. languidoides* : De = 6-9 jours

b — D'après des informations bibliographiques, les valeurs suivantes ont été déterminées pour des Cyclopides épigés.

— *Acanthocyclops viridis* :

De = 5 jours à 12°C (WALTER, 1922)

De = 5-6 jours à 11°C (FAHEEM KHAN, 1965)

— *Mesocyclops leuckarti* :

De = 9-10 jours à 11°C (EINSLE, 1968).

c — On peut considérer que la température de la grotte-laboratoire (11,5°C) est égale, ou très voisine, à celle à laquelle vivent les espèces hypogées considérées ; en effet, celles-ci ont été généralement récoltées soit dans des grottes situées en moyenne altitude où les conditions de température sont identiques à celles de la grotte-laboratoire, soit dans des sous-écoulements, milieux où les amplitudes thermiques sont amorties par rapport à celles des biotopes épigés.

En conclusion des résultats et observations qui précèdent, peuvent être dégagés les faits suivants :

— L'œuf des Cyclopides hypogés demande de 12 à 16 jours pour éclore,

— la durée de développement de l'œuf des Cyclopides hypogés est, à température égale (11,5°C), supérieure à celle de l'œuf des espèces épigées ; ainsi, les œufs des formes épigées, placés dans des conditions thermiques relativement basses pour eux, n'en présentent pas moins des durées de développement inférieures à celles des formes hypogées pour lesquelles la température de 11,5°C peut être considérée comme optimale.

II. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

A. *Speocyclops gallicus*.

Les durées des stades obtenus en élevage ont été calculées d'une mue à la mue suivante grâce à des observations quotidiennes.

1. STADES NAUPLIENS.

a. *Durée de vie des stades naupliens.*

La durée en jours de chaque stade nauplien figure sur le tableau X ; seuls quelques exemples (numérotés de A à E) ont été retenus car les séries sont le plus souvent incomplètes. Le nauplius 1 présente une longévité plus courte que celle des autres nauplii : de 4 à 5 jours pour le nauplius 1, de 7 à 8 jours pour les autres stades.

TABLEAU X.

Durée de vie des différents stades naupliens de Speocyclops gallicus (en jours).

N°	N1	N2	N3	N4	N5	N6
A	5	7				
B	5	6	7	8		
C		12			8	6
D			6	9	7	9
E			7	7		

b. *Durée totale du développement des nauplii.*

Sur la figure 22 j'ai indiqué les valeurs concernant la durée totale de la vie nauplienne à partir de 31 développements. La vie nauplienne la plus courte a été de 28 jours, la plus longue de 76 jours. Il ressort de ce graphique que la vie nauplienne de *Speocyclops gallicus* dure de 28 à 54 jours environ ; trois cas seulement d'une durée supérieure à 60 jours ont été observés dont je n'ai pas tenu compte dans le calcul de Dn.

— Dn = 39 jours (valeurs extrêmes 28-54 jours)

— $\bar{X}$ = 39,32

— s = 1,291

— s^2 = 1,666

2. STADES COPÉPODITES.

a. *Durée de vie des stades copépodites.*

La durée, en jours, de chaque stade copépodite (DCI à DCV) est indiquée sur le tableau XI ; en ce qui

concerne le cinquième copépodite, j'ai calculé la moyenne de vie, d'une part pour les individus qui ont donné naissance à des femelles, d'autre part pour ceux qui se sont transformés en mâles.

Sur la figure 22 sont indiquées, pour chacun des cinq stades copépodites (CI à CV), la durée de vie et la répartition de ces différentes durées. Les valeurs

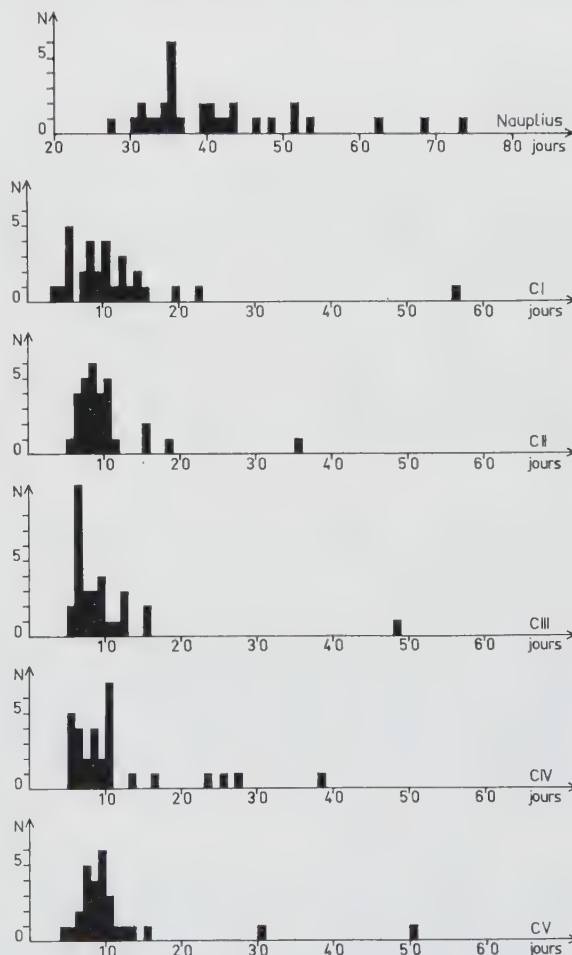


FIG. 22. — *Speocyclops gallicus* : répartition des durées de vie naupliennes et des différents stades copépodites (en abscisses : temps en jours ; en ordonnées : nombre d'observations).

obtenues sont généralement comprises entre 4 et 19 jours, à l'exception de quelques individus pour lesquels la longévité à un stade copépodite donné excède très fortement 20 jours (ces chiffres n'ont pas été retenus pour établir le tableau XI).

TABLEAU XI.

Durée de vie des différents stades copépodites de Speocyclops gallicus (en jours).

	DCI	DCII	DCIII	DCIV	DCV	DCV ♀	DCV ♂
$\bar{X}$	10,17	9,86	9,20	9,15	9,77	10,41	9,26
s	0,699	0,543	0,523	0,528	0,498	0,528	0,783
s ²	0,489	0,294	0,274	0,278	0,248	0,279	0,613
N	28	29	29	26	27	12	15
Valeurs extrêmes	4-16	6-19	6-16	6-17	5-16	8-14	5-16

b. Durée totale du développement des copépodites.

Les valeurs de Dc se répartissent ainsi : 24 chiffres sont compris entre 38 jours et 69 jours ; trois données, dont il ne sera pas tenu compte pour le calcul de la durée de vie des stades copépodites, sont égales respectivement à 93, 98 et 102 jours.

- Dc = 48 jours
- $\bar{X}$ = 47,79
- s = 1,887
- s² = 3,561

3. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE ET CONCLUSIONS.

a — Le développement postembryonnaire (Dp) de *Speocyclops gallicus*, calculé à partir de 22 observations, est en moyenne de 87 jours (valeurs extrêmes : 70-151 jours). Cinq données supérieures à 100 jours ont été éliminées pour le calcul de cette valeur moyenne.

- Dp = 87 jours
- $\bar{X}$ = 86,86
- s = 2,404
- s² = 5,780

b — De l'ensemble des données précédentes, on peut tirer les conclusions suivantes :

- le nauplius 1 a une longévité de quatre à cinq jours,
- la durée de vie des nauplii 2 à 6 est, pour chaque stade, voisine de sept à huit jours,
- la durée de vie moyenne des différents stades copépodites est de neuf à dix jours,
- la longévité des copépodites V qui donneront naissance aux mâles est inférieure à celle des exemplaires qui se transformeront en femelles,

— Dn = 39 jours, Dc = 48 jours, Dp = 87 jours.

A chaque stade, quelques individus présentent une longévité très fortement supérieure à la moyenne. Il est difficile de fournir la raison de cette anomalie ; le ralentissement de la croissance, parfois même l'arrêt complet, peuvent être attribués à des conditions défavorables du milieu ou à une perturbation du métabolisme. Inversement, il est probable que chez certains individus le développement soit accéléré. Les causes de ces variations individuelles demeurent encore inconnues ; rappelons que ce fait a déjà été signalé par différents auteurs chez des Cyclopidés épigés.

B. Autres Cyclopidés hypogés.

Les résultats qui vont suivre ont tous été obtenus à partir des élevages réalisés dans la grotte-laboratoire ; moins complets que ceux concernant *Speocyclops gallicus*, ils se rapportent à *Sp. racovitzai* et à *Graeteriella unisetigera*.

1. *Speocyclops racovitzai*.

Les caractéristiques concernant la durée de chaque étape du développement postembryonnaire de cette espèce sont consignées dans le tableau XII.

TABLEAU XII.

Durée du développement postembryonnaire de Speocyclops racovitzai.

	Dn	Dc	Dp
$\bar{X}$	37,76	87,33	111,33
s	1,968	9,659	8,278
s ²	3,875	93,309	68,525
N	21	6	9
Valeurs extrêmes en jours	22-49	58-112	70-148
Valeurs moyennes en jours	38	87	111

2. *Graeteriella unisetigera*.

Dix-huit nauplii ont été suivis au cours de leur développement postembryonnaire jusqu'à l'âge adulte.

- Dp = 93 jours (valeurs extrêmes : 66-116 jours)
- $\bar{X}$ = 93,27
- s = 6,005
- s² = 36,060

Deux durées de vie nauplienne : 27 et 44 jours.

Trois durées de vie copépodite : 42, 67 et 67 jours.

C. Conclusions.

La durée du développement postembryonnaire chez les trois espèces hypogées *Speocyclops racovitzai*, *Sp. gallicus* et *Graeteriella unisetigera* peut être évaluée à environ 13 à 16 semaines ; toutes ces valeurs sont généralement assez dispersées dans le temps. La vie nauplienne dure de cinq à six semaines cependant que la vie copépodite peut être estimée à sept semaines.

Ces valeurs s'écartent très nettement de celles que l'on connaît concernant la durée du développement

postembryonnaire des Cyclopidés épigés. Ainsi, la série des métamorphoses d'*Acanthocyclops viridis* nécessite trois à quatre semaines à 29°C et trois à quatre mois à 2°C (WALTER, 1922) ; *Eucyclops serrulatus* devient adulte en deux semaines à 10°C, et en un mois et demi en hiver (RYLOV, 1948) ; *Paracyclops fimbriatus* exige 65 jours environ à 11,5°C (LESCHER-MOUTOUÉ, 1966). *Cyclops strenuus strenuus* se développe en un mois à 22°C, mais il ne lui faut pas moins de 4 mois à 5°C (ELBOURN, 1966). LEWIS *et al.* (1971) signalent que *Cyclops abyssorum* effectue son développement en 140 jours à 5°C, en 80 jours à 15°C et en 45 jours à 25°C.

III. COURBE DE DÉVELOPPEMENT : DURÉE TOTALE DU DÉVELOPPEMENT.

1. *Speocyclops gallicus*.

La vitesse de développement de *Speocyclops gallicus* placé dans les conditions d'élevage réalisées dans la grotte-laboratoire à 11,5°C, a été calculée en prenant pour origine des temps la date de la ponte.

Le temps écoulé entre le jour de l'émission de l'œuf, le passage par les trois premiers stades nau-

ment embryonnaire et la partie relative au développement postembryonnaire.

2. *Speocyclops racovitzai*.

Les valeurs obtenues concernant la durée de chaque étape du développement de *Speocyclops racovitzai* sont très comparables à celles obtenues pour

TABEAU XIII.

Speocyclops gallicus : temps écoulé entre le jour de la ponte et l'acquisition des différents stades de développement.

	TN1	TN2	TN3	TCI	TCII	TCIII	TCIV	TCV	TA
$\bar{X}$	16,96	23,60	28,12	59,37	69,73	77,25	85,89	97	105,24
s	0,408	0,832	1,641	2,169	2,208	2,345	2,448	2,914	2,907
s ²	0,166	0,692	2,692	4,704	4,875	5,499	5,992	8,491	8,450
N	50	10	8	32	30	31	28	27	25

pliens (TN1, TN2, TN3), puis par les différents stades copépodites (TCI à TCV), jusqu'à l'état adulte (TA) est connu, pour chaque valeur, avec une approximation de ± 24 heures (tableau XIII). Il n'a pas été tenu compte, dans ce tableau, de certaines données qui s'écartaient trop de l'ensemble des mesures.

TN1 est synonyme du temps de développement de l'œuf : De.

La figure 23 correspond à la courbe représentative du développement de *Sp. gallicus* en fonction du temps ; la durée totale du développement est égale à 105 jours en moyenne. Cette courbe montre une inflexion nette entre la partie relative au développe-

Sp. gallicus. C'est ainsi que le développement total dure 125 jours environ ; il se décompose ainsi : De = 14 jours ; Dn = 38 jours, Dc = 87 jours (en moyenne).

3. *Graeteriella unisetigera*.

La durée totale du développement de *Graeteriella unisetigera* est de 105 jours environ (De = 12 jours et Dp = 93 jours). Ces résultats peuvent être rapprochés des valeurs précédentes concernant le genre *Speocyclops*.

En conclusion, les durées du développement des Cyclopidés hypogés étudiés ici se résument de la

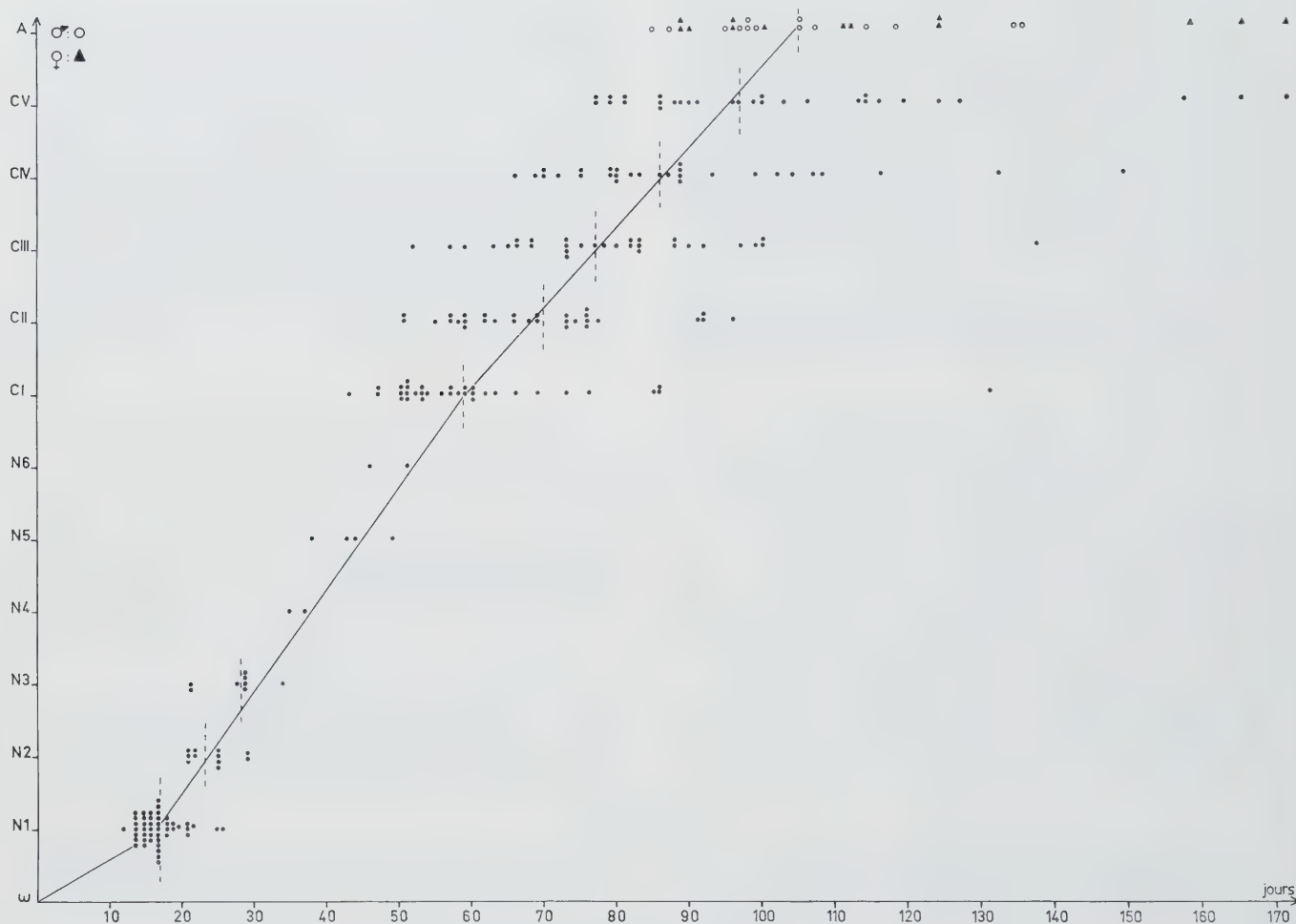


FIG. 23. — *Speocyclops gallicus* : courbe de développement
(en abscisses : temps en jours ; en ordonnées : stade de développement).

façon suivante : 105 jours pour *Speocyclops gallicus*, 125 jours pour *Sp. racovitzai* et 105 jours pour *Graeteriella unisetigera*.

La courbe représentative du développement en fonction du temps, établie pour *Speocyclops gallicus*, montre que les différents stades de la métamorphose ont des durées comparables.

4. Remarques concernant la première ponte des Cyclopides hypogés.

Le temps séparant la mue qui a donné naissance à une femelle et le moment où celle-ci pond pour la

première fois n'a pu être déterminé avec précision, car les variations individuelles sont très importantes.

Je signalerai cependant les résultats suivants :

- *Speocyclops racovitzai* : 15, 22 et 27 jours.
- *Speocyclops gallicus* : 18, 22 et 31 jours.
- *Graeteriella unisetigera* : 18, 19 et 38 jours.

IV. CONCLUSIONS.

Les renseignements relatifs à la durée des diverses phases du développement embryonnaire et des métamorphoses de quelques espèces de Cyclopides hypogés ont été groupés dans le tableau XIV.

TABLEAU XIV.

Durée des différentes phases du développement (D) des Cyclopides hypogés.

Espèces	Temps en jours				
	De	Dn	De	Dp	D
<i>Speocyclops gallicus</i> ...	17	39	48	87	105
<i>Sp. racovitzai</i> (forme des Trois-cloches) ..	13-14				
<i>Speocyclops racovitzai</i> .	14	38	87	111	125
<i>Graeteriella unisetigera</i> .	12	27-44	42-67	93	105
<i>Acanthocyclops stam-meri westphalicus</i> ...	14-15				

Ces valeurs sont très supérieures à celles observées chez les Cyclopides épigés.

Les observations de ROUCH (1968 a) lui ont permis de formuler des conclusions très semblables en ce qui concerne les Harpacticides *Bryocamptus pyre-*

naicus, *Antrocamptus catherinae*, *A. coiffaiti*, *Elaphoidella calypsonis*, *E. longifurcata* et *Nitocrella subterranea*. Chez les espèces hypogées la durée du développement postembryonnaire varie entre onze et vingt semaines, alors que, pour des espèces épigées, elle est inférieure ou égale à quatre semaines.

De tels résultats peuvent être comparés à ceux obtenus pour d'autres Crustacés souterrains : *Bathynella natans* (JAKOBI, 1954), *Niphargus orcinus virei* (GINET, 1960) ; *Caecospheroma virei* (DAUM, 1954), *Microcharon marinus* et *Angeliella phreaticola* (CORNEAU, 1971), *Stenasellus virei* (MAGNIEZ, 1971 a) dont les durées de développement sont toujours très supérieures à celles des formes voisines épigées. En revanche, *Asellus cavaticus* ne présente pas d'accroissement notable de la durée de développement ; HENRY (1964, 1969) rend compte de cette exception en rappelant qu'*A. cavaticus* doit être classé parmi des cavernicoles récents, et par conséquent peu modifiés.

Ainsi, il apparaît que les Cyclopides hypogés répondent à la loi, devenue désormais classique, du « ralentissement général de l'ontogenèse » (VANDEL, 1964, p. 441) qui s'applique aux animaux vivant dans les milieux souterrains.

Chapitre VIII.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS.

L'influence de la température sur le développement des œufs des Cyclopidés épigés a été mise en évidence par WALTER (1922), FAHEEM KHAN (1965) et EINSLE (1968) en particulier.

J'ai cherché à préciser l'influence de différentes températures constantes sur la durée du développement des œufs du Cyclopide hypogé *Speocyclops gallicus*, espèce communément récoltée dans la grotte de Moumouch (Hautes-Pyrénées). La variation annuelle de la température de l'eau des gours de

cette grotte est faible, les températures étant comprises entre 8°C et 10°C.

Lors de ces expériences, j'ai, d'une part, tenu compte des températures réalisées dans le biotope même, d'autre part, fait des essais pour des valeurs supérieures ou inférieures aux températures extrêmes que rencontre *Sp. gallicus* dans la nature. Cette méthode a permis d'établir, pour cette espèce, l'échelle des températures favorables au développement normal des œufs et de préciser la température létale supérieure des nauplii 1 et des adultes.

I. INFLUENCE DE DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES CONSTANTES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DE *SPEOCYCLOPS GALLICUS*.

A. Durée du développement des œufs pour des températures comprises entre 4°C et 20°C.

Les œufs isolés ont été soumis à différentes températures et surveillés quotidiennement ; les résultats

obtenus sont consignés sur le tableau XV (voir également la figure 24).

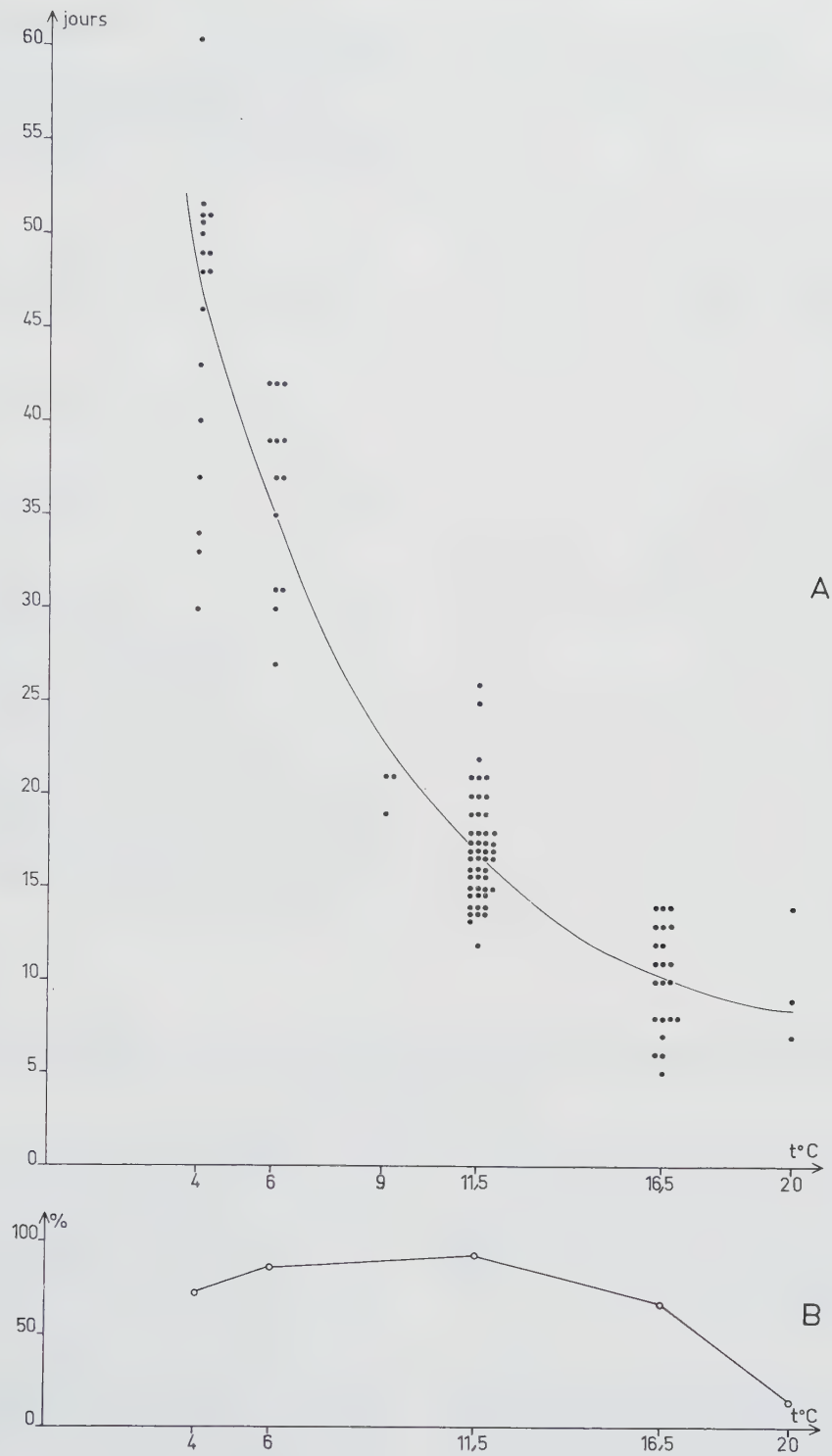
Les températures des enceintes climatisées utilisées se sont avérées constantes à $\pm 0,5^\circ\text{C}$.

TABLEAU XV (10).
Durée du développement des œufs de *Speocyclops gallicus*
soumis à différentes températures constantes.

t°C	Oeufs total	Nauplii 1 total	% d'éclosions	$\bar{X}$	De extrêmes en jours	s	s ²
4°C	22	16	72,7	46,50	30-49	2,006	4,024
6°C	15	13	86,66	36,23	27-42	1,396	1,948
9°C	4	3		20,33	19-21	0,666	0,443
11,5°C	55	50	90,9	16,96	12-26	0,408	0,166
16,5°C	33	22	66,6	10,18	5-14	0,601	0,361
20°C	21	3	14,28	10	7-14	2,081	4,330

(10) Le septième jour après la ponte, des œufs placés en étuve à la température de 15°C étaient prêts à éclore ; le nauplius, visible par transparence, était actif. Il est vraisemblable que les premières éclosions se seraient

produites vers les huitième et neuvième jours, s'inscrivant ainsi parfaitement bien entre les valeurs minimales relevées à 11,5°C et 16,5°C. Un incident d'ordre mécanique a interrompu cette série expérimentale.

FIG. 24. — *Speocyclops gallicus*.

A. Durée du développement des œufs à différentes températures constantes (en abscisses : température à laquelle ont été soumis les lots d'œufs ; en ordonnées : durée du développement des œufs en jours).

B. Pourcentage d'éclosions à différentes températures constantes (en ordonnées, le pourcentage d'éclosions pour chaque lot).

On remarque sur la figure 24 qu'à une température constante donnée, les dates d'éclosion s'échelonnent sur un grand intervalle de temps, la durée maximale obtenue étant près de deux fois supérieure à la durée minimale.

Les observations suivantes peuvent être formulées :

1 — Entre les températures de 4°C et de 20°C, les œufs de *Speocyclops gallicus* se développent et donnent naissance à des nauplii (temps minimal : 7 jours à 20°C, temps maximal : 62 jours à 4°C).

2 — La durée moyenne du développement de l'œuf à une température donnée est représentée par la moyenne arithmétique des durées observées. Quand la température s'élève de 4°C à 20°C, la durée du développement de l'œuf diminue au fur et à mesure que ces températures croissent et s'abaisse ainsi de 66 jours à 10 jours. L'écart-type sur la moyenne est d'autant plus grand que l'on s'approche des limites extrêmes des températures sur lesquelles ont porté les expériences.

3 — Aux températures comprises entre 4°C et 6°C les pourcentages de réussite des éclosions sont élevés (72 % et 86 % respectivement) ; à 11,5°C, le pourcentage est de 90,9 % ; il n'est plus que de 66,6 % à 16,5°C et s'abaisse à 14 % à 20°C.

En conclusion, nous pouvons dire que :

— les températures permettant un développement normal des œufs de *Speocyclops gallicus*, sont com-

prises entre 4°C et 16,5°C, soit un intervalle thermique de 12°C ;

— l'optimum thermique relatif au développement de l'œuf de *Sp. gallicus* est égal à 11,5°C, température correspondant à l'optimum d'éclosions.

B. Résistance des nauplii 1 vis-à-vis des températures supérieures à 16,5°C.

A la température de 16,5°C, la durée de vie des nauplii 1 est comprise entre 24 heures et 72 heures.

A 20°C certains œufs n'éclosent pas, encore que le nauplius soit actif à l'intérieur des enveloppes de l'œuf ; si l'éclosion a lieu, tous les nauplii meurent au cours des 24 heures qui suivent.

Ces observations sont comparables à celles de FAHEEM KHAN (1965) qui signale que les nauplii 3 de l'espèce d'origine épigée *Acanthocyclops viridis* meurent très rapidement à la température de 30°C.

De ces faits on peut tirer les conclusions suivantes : si le pourcentage d'éclosions est assez élevé à la température de 16,5°C, celle-ci constitue un facteur létal pour le premier stade postembryonnaire. Nous pouvons donc penser que la température, par son action sur le développement, représente un facteur limitatif lorsque *Speocyclops gallicus* colonise certains biotopes.

II. COMPARAISON ENTRE CYCLOPIDES ÉPIGÉS ET HYPOGÉS ; CONCLUSIONS.

Placés à la température de 11,5°C, les œufs de *Diacyclops languidoides*, espèce épigée, éclosent en sept à douze jours ; à 16,5°C, le temps nécessaire au développement des œufs n'est plus que de cinq jours. Le pourcentage de réussite des éclosions est de 100 % aux températures comprises entre 11,5°C et 16,5°C.

La figure 25 représente deux courbes relatives à la durée du développement des œufs en fonction de la température pour *Acanthocyclops viridis* (courbe établie d'après les données de WALTER, 1922, et sur laquelle j'ajoute quelques résultats publiés par FAHEEM KHAN, 1965), et pour *Mesocyclops leuckarti* (d'après EINSLE, 1968).

Si l'on compare la courbe obtenue pour *Speocyclops gallicus* avec celles qui concernent *Acantho-*

cyclops viridis et *Mesocyclops leuckarti*, ou encore *Eudiaptomus gracilis* (ELSTER, 1954), on s'aperçoit que :

1 — L'échelle des températures compatibles avec le développement normal des œufs qui est d'environ 12°C pour *Sp. gallicus*, atteint 18°C pour *M. leuckarti* et 22°C pour *A. viridis* ;

2 — Le temps minimal requis pour obtenir l'éclosion est de vingt-quatre heures pour les espèces épigées et de dix jours en moyenne (sept au minimum) pour *Sp. gallicus* ;

3 — Les durées maximales de développement de l'œuf qui sont de quinze jours et trente jours environ pour *A. viridis* et *M. leuckarti*, atteignent quarante-sept jours en moyenne pour *Sp. gallicus* (valeur maximale : soixante-deux jours à 4°C).

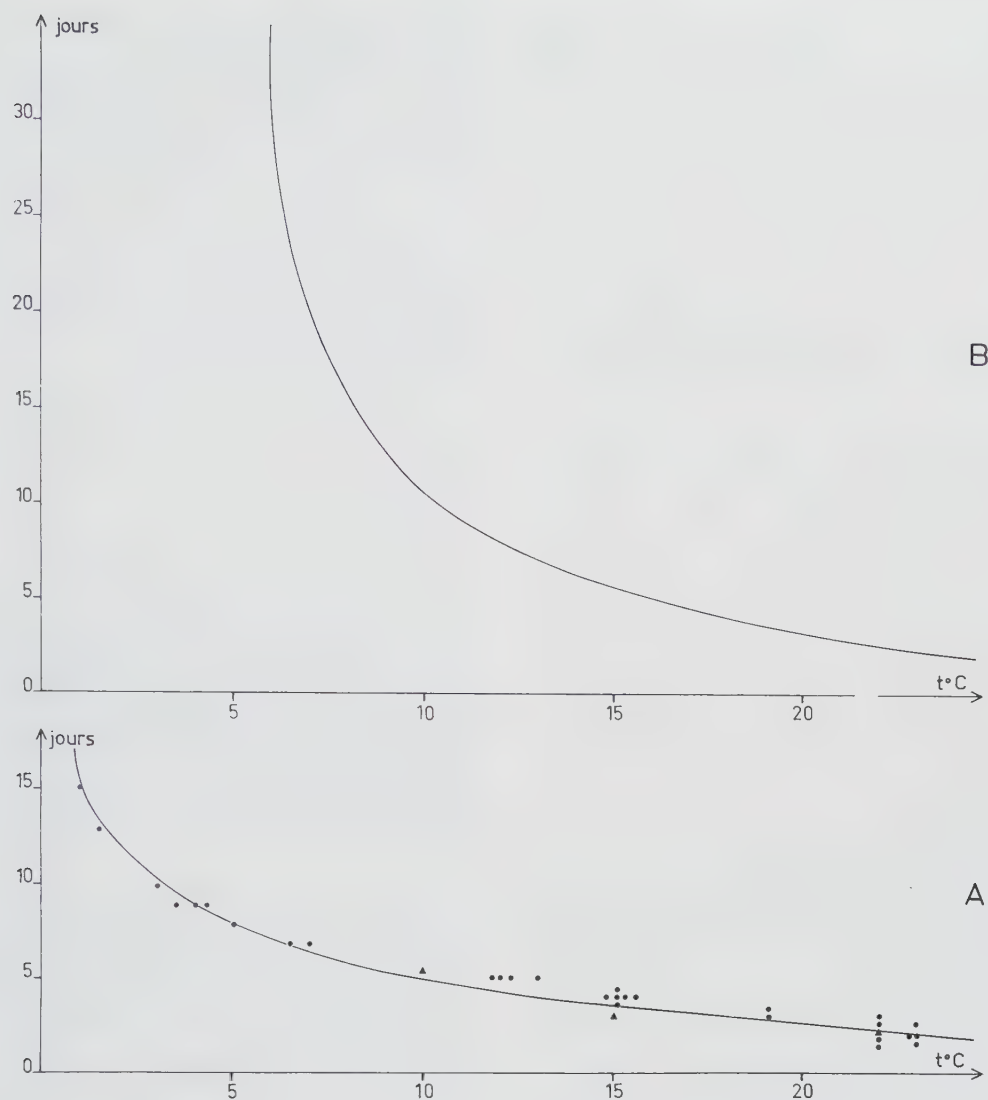


FIG. 25. — Durée du développement des œufs de Cyclopidés épigés à différentes températures constantes.

A. *Acanthocyclops viridis* : courbe établie avec les données de WALTER, 1922 (●), et de FAHEEM KHAN, 1965 (▲).

B. *Mesocyclops leuckarti* (d'après EINSLE, 1968).

En abscisses : température d'expérience ; en ordonnées durée du développement des œufs en jours.

Ainsi, les œufs de *Speocyclops gallicus*, placés à différentes températures constantes comprises entre 4°C et 16,5°C présentent un développement normal ; dans le cadre de ces expériences, le temps minimal requis pour obtenir l'éclosion a été de sept jours à 20°C et le temps maximal de soixante-deux jours à 4°C ; l'abaissement de la température provoque donc un net allongement de la durée de développement des œufs.

Un tel résultat est très comparable à celui signalé par ELBOURN (1966) qui indique que l'œuf de *Cyclops strenuus* se développe en deux jours à 22°C et en sept jours à 5°C.

Nous avons dit que le développement des œufs de *Speocyclops gallicus* peut encore s'effectuer, mais avec un pourcentage de réussite de 15 % seulement, à une température de 20°C ; toutefois, la tempéra-

ture létale des nauplii se situe à 16,5°C. Dans la grotte de Moumouch où les températures atteignent au cours de l'année des valeurs comprises entre 8°C et 10°C, *Sp. gallicus* est donc placé dans des conditions très favorables au déroulement de son cycle biologique.

Il est intéressant de noter que les exigences thermiques relatives aux œufs, mais surtout au premier stade nauplien, apparaissent comme un facteur limitatif relativement à l'extension des populations de *Speocyclops gallicus* ; les adultes sont capables de supporter des températures supérieures à 16,5°C (température létale : 23°C).

Des travaux antérieurs ont déjà mis en évidence la sensibilité au facteur température des œufs et des stades larvaires de certains Crustacés hypogés. Ainsi, JAKOBI (1954) prouve que l'œuf des Bathynelles dégénère à toute température supérieure à 13°C, qui représente la température maximale à laquelle la population peut se reproduire, la température létale étant 22-25°C. ANGELIER (1953, p. 103) constate à propos des *Niphargus* vivant dans les sables submergés : « On pourrait expliquer l'absence des jeunes en été en invoquant un cycle biologique saisonnier ; la ponte des femelles aurait lieu à une époque déterminée de l'année et les jeunes, devenus tous adultes en même temps, émigreraient alors en profondeur... Cependant, le fait que les très jeunes stades aient été capturés toute l'année dans les stations à température relativement basse ne confirme pas cette observation. La seule interprétation plausible est à mon sens d'admettre la migration en profondeur des jeunes *Niphargus* lorsque la température devient trop élevée en surface. La température

maxima compatible avec la présence de ces animaux semble être 19-21°C ».

La température létale supérieure des adultes de certains *Niphargus*, tel *N. longicaudatus*, s'établit à environ 23°C et 26°C respectivement pour des populations hypogées et épigées (GINET et MATHIEU, 1968).

Je soulignerai enfin qu'un certain nombre d'observations et de résultats expérimentaux concernant les Coléoptères troglobies ont également montré les exigences et tolérances thermiques des larves (JEANNEL, 1926 ; DELEURANCE-GLAÇON, 1963 ; JUBERTHIE, 1969).

L'ensemble de ces données confirme les conclusions formulées par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960, p. 136) dans son étude traitant de la biologie et du comportement des animaux des eaux souterraines continentales : « En ce qui concerne l'action de la température, il nous semble important de rappeler que ce facteur peut être limitant pendant une période extrêmement limitée du cycle vital ».

Le Cyclopide hypogé *Speocyclops gallicus* se conforme donc à cette règle, suivie d'ailleurs par d'autres groupes de formes souterraines aquatiques ou terrestres ; en conclusion, tandis que les adultes de cette espèce peuvent vivre à des températures supérieures voisines de 23°C, le développement des jeunes ne peut se dérouler à des températures supérieures à 16,5°C.

Ainsi, la température s'avère représenter un facteur écologique fondamental qui permet de mieux comprendre les limites d'extension de certaines espèces souterraines dont les adultes, par ailleurs, peuvent être considérés comme assez largement eurythermes.

Chapitre IX.

CYCLE SAISONNIER DE REPRODUCTION ; OBSERVATIONS EN ÉLEVAGE ET DANS LA NATURE.

Les cycles de reproduction de nombreux Cyclopidés épigés sont maintenant bien connus ; les espèces se répartissent en formes monocycliques, bicycliques ou encore polycycliques. Il convient cependant de rappeler l'influence du milieu sur le nombre de générations successives. Cette relation a été mise en évidence par les travaux récents de ROEN (1957) sur les Copépodes des eaux douces danoises, de CHAMPEAU (1965, 1970) sur les Calanides et les Cyclopidés des eaux temporaires, et de ROUCH (1961, 1968 a) sur les Harpacticides hypogés.

La biologie de la reproduction des principaux genres de Cyclopidae des eaux douces de la zone paléarctique est suffisamment connue pour que RYLOV (1948) ait pu donner un tableau récapitulatif de leur cycle de reproduction ; RYLOV note d'ailleurs l'absence de renseignements concernant les genres hypogés *Speocyclops* et *Graeteriella*. J'ai signalé, en 1966, que les pontes de *Sp. racovitzi* sont plus nom-

breuses au cours des premiers mois de l'année ; néanmoins, on observe l'apparition de jeunes individus, mais en nombre moindre, pendant toute l'année. PLESA (1967, 1969) a également montré que le Cyclopide troglobie *Acanthocyclops kieferi* peut se reproduire toute l'année encore que son activité reproductrice présente un maximum durant l'automne et jusqu'en hiver, alors que le minimum se place en été.

Les résultats qui seront exposés dans les lignes suivantes concernent les espèces hypogées mises en élevage dans la grotte-laboratoire de Moulis : *Speocyclops gallicus*, *Sp. racovitzi* et *Graeteriella unisetigera*.

Ces espèces se sont avérées difficiles à élever et les données recueillies à partir des élevages demeurent fragmentaires. Elles ont été complétées par l'étude de l'évolution saisonnière des populations de *Speocyclops racovitzi* et de *Graeteriella brehmi* récoltées au cours d'un cycle annuel de prélèvements.

I. CYCLE SAISONNIER DE REPRODUCTION EN ÉLEVAGE.

A. Reproduction de *Speocyclops gallicus*.

1. ÉLEVAGES.

Provenance : grotte de Moumouch (Hautes-Pyrénées).

Les élevages ont été surveillés à raison d'une observation hebdomadaire. La nourriture était composée de débris végétaux recueillis au fond du gour d'où

provenaient les *Speocyclops*, ainsi que de fragments de comprimés Cerophyl.

2. RÉPARTITION DES ÉCLOSIONS AU COURS DE L'ANNÉE.

Les couples destinés à établir le cycle saisonnier de reproduction ont tous été placés en élevage au mois de janvier (années 1964, 1966 et 1968).

Le relevé des dates de naissance des nauplii a permis de connaître la répartition chronologique des éclosions au cours d'une année fictive. Les nauplii sont des individus appartenant soit à une première génération, soit à une seconde génération. Dès qu'une éclosion était observée, la femelle était transvasée dans une nouvelle coupelle d'élevage.

Sur la figure 26 A, chaque marque noire représente une éclosion. L'aspect quantitatif des pontes n'apparaît pas sur cette figure (11). Les valeurs relatives, pour chaque mois, au rapport N_e/N (nombre d'éclosions par mois/nombre total d'éclosions recensées) sont indiquées sur la figure 26 B.

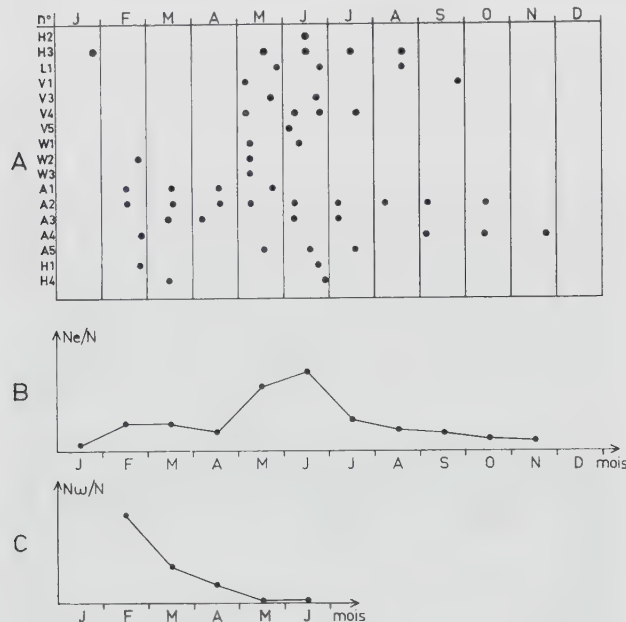


FIG. 26. — Étude de la reproduction de *Speocyclops gallicus* en élevages.

A. Répartition des éclosions au cours de l'année. Chaque éclosion est indiquée par un signe ; une colonne représente un mois.

B. Nombre d'éclosions par mois par rapport au nombre total d'éclosions (N_e/N).

C. Nombre d'œufs décomptés par mois par rapport au nombre total d'œufs (N_w/N).

De l'examen des figures résultent les conclusions suivantes :

— des nauplii naissent, dans les élevages, tout au long de l'année,

— on relève cependant, pour cette série-là, une longue période de reproduction au cours de laquelle les éclosions sont relativement plus nombreuses ; ce maximum se situe au printemps et au début de l'été (mois de mai, juin et juillet).

Dans un deuxième temps, j'ai également repris les valeurs utilisées pour l'obtention des données quantitatives et du rythme de ponte. Au total, 279 œufs ont été pondus par les vingt-cinq femelles mises en élevage le 21 janvier 1971. Ils se répartissent comme suit : 8 œufs en janvier, 164 œufs en février, 67 œufs en mars, 34 œufs en avril, 4 œufs en mai, 2 œufs en juin. En outre, deux femelles de première génération ont pondu 5 œufs pendant le mois de juin.

Ce sont donc 284 œufs qui ont été décomptés ; les valeurs prises par le rapport N_w/N (nombre d'œufs par mois/nombre total d'œufs) sont reportées sur le graphique de la figure 26 C. Les femelles ayant pondu trois jours après la date de leur mise en élevage, il apparaît probable que leur période de reproduction était déjà commencée ; l'activité reproductrice a diminué par la suite.

Ces deux séries de résultats, en dépit de leur aspect fragmentaire, mettent en évidence l'existence de deux périodes maximales de reproduction au cours de l'année (la première se terminant en hiver, la seconde se déroulant du printemps au début de l'été). Cependant, mes observations poursuivies pendant cinq années consécutives conduisent à reconnaître que *Speocyclops gallicus* est capable de se reproduire également hors de ces périodes, tout au long de l'année.

B. Reproduction de *Speocyclops racovitzai*.

1. ELEVAGES.

Provenance : grotte de Montchac (Haute-Garonne).

Les élevages entrepris à partir d'octobre 1964 pour les uns et d'octobre 1965 pour les autres, ont été examinés à raison d'une observation hebdomadaire. Chaque fois que des nauplii naissaient dans une coupelle (date d'observation des éclosions des œufs) les parents étaient transvasés.

2. RÉPARTITION DES ÉCLOSIONS AU COURS DE L'ANNÉE.

Sur la figure 27 sont indiquées les dates auxquelles ont été observées des éclosions (A) et les valeurs prises chaque mois par le rapport N_e/N qui diminue de janvier à mars, pour s'élever à nouveau d'avril à juin (B).

Les résultats d'élevages montrent que des pontes ont lieu tout au long de l'année. Par ailleurs, malgré le nombre relativement faible d'observations, on peut reconnaître l'existence d'un cycle saisonnier de re-

(11) Voir chapitre IV.

production. Les éclosions sont plus abondantes depuis la fin de l'automne (décembre) jusqu'à la fin du printemps; il existe deux maximums évidents : le premier en janvier, le second en avril, mai et juin.

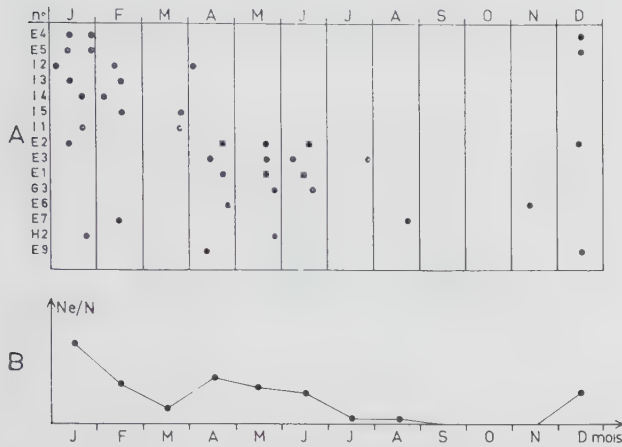


FIG. 27. — Etude de la reproduction de *Speocyclops racovitzai* en élevages.

A. Répartition des éclosions au cours de l'année. Chaque éclosion est indiquée par un signe ; une colonne représente un mois.

B. Nombre d'éclosions par mois par rapport au nombre total d'éclosions (Ne/N).

C. Reproduction de *Graeteriella unisetigera*.

1. ELEVAGES.

Provenance : milieu interstitiel du Lez à Moulis (Ariège). Récolte par le procédé de sondage Karaman-Chappuis le 11 janvier 1967.

Quinze couples ont été isolés et cinq d'entre eux seulement se sont reproduits ; en seconde génération, six couples se sont également reproduits.

2. RÉPARTITION DES ÉCLOSIONS AU COURS DE L'ANNÉE.

Les dates d'éclosions de nauplii ont été reportées sur la figure 28 (A) ; les valeurs prises chaque mois par le rapport Ne/N sont marquées sur le graphique B de la même figure.

En décembre et en janvier les éclosions sont fréquentes ; leur nombre diminue par la suite pour atteindre une valeur minimale en mars et en avril ; de mai à août, une seconde période favorable à la reproduction est décelée, cependant que de septembre

à novembre prend place une seconde époque défavorable.

Graeteriella unisetigera peut donc se reproduire toute l'année ; deux maximums de la reproduction se situent l'un à la fin de l'automne (décembre) et en hiver (janvier et février), l'autre du printemps au début de l'été (de mai à août).

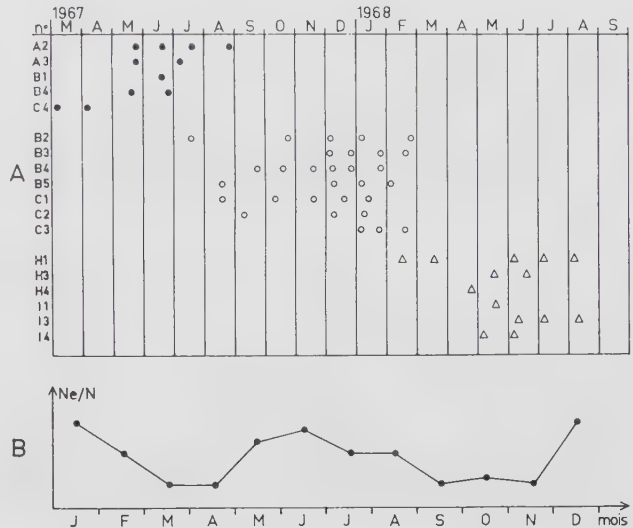


FIG. 28. — Etude de la reproduction de *Graeteriella unisetigera* en élevages.

A. Répartition des éclosions au cours de l'année. Trois générations de nauplii se sont succédé de mars 1967 à août 1968 (symbolisées par trois figurés distincts). Chaque éclosion est indiquée par un signe ; une colonne représente un mois.

B. Nombre d'éclosions par mois par rapport au nombre total d'éclosions (Ne/N).

3. SUCCESSION DES GÉNÉRATIONS (fig. 28 A).

Les adultes issus des nauplii éclos de mars à août 1967 ont commencé à se reproduire en juillet 1967, jusqu'en février 1968. Les adultes issus de cette seconde génération de nauplii se sont reproduits à partir de février 1968 jusqu'en août.

Ainsi, en une année, trois générations différentes de *Graeteriella unisetigera* se sont succédé dans les élevages.

Cette observation s'accorde avec les informations fournies par les durées de développement. Un intervalle de 18 à 38 jours ($\bar{X} = 25$) est en effet nécessaire pour qu'une femelle adulte pondre pour la première fois, puis 8 à 15 jours ($\bar{X} = 12$) pour que les œufs éclosent, enfin 66 à 116 jours ($\bar{X} = 93$) pour que le déroulement complet du développement s'effectue, soit au total 130 jours environ.

D. Conclusions.

A partir des informations fournies par les élevages de *Speocyclops gallicus*, de *Sp. racovitzai* et de *Graeteriella unisetigera*, il est possible d'énoncer les conclusions suivantes :

1 — Les espèces du genre *Speocyclops* se reproduisent toute l'année ; on observe cependant une variation saisonnière de reproduction ;

— la période la plus favorable à la reproduction s'étend de la fin de l'automne au début de l'été ;

— le taux minimal de reproduction se situe en été et au début de l'automne.

Par ailleurs, il semble que, au cours de la période la plus favorable à la reproduction, prennent place deux époques privilégiées : la première s'étend de la fin de l'automne à l'hiver, la seconde du printemps au début de l'été.

2 — *Graeteriella unisetigera* se reproduit tout au long de l'année.

Deux périodes maximales de reproduction ont été décelées : l'une à la fin de l'automne, tandis que l'autre débute au printemps et se poursuit pendant le début de l'été.

II. CYCLE SAISONNIER DE REPRODUCTION DANS LA NATURE.

Le premier travail concernant la périodicité dans la reproduction d'une espèce hypogée de Cyclopides est dû à PLESA (1967) ; cet auteur, à partir de récoltes, résume ainsi ses observations (1969, p. 26) : « Chez *Acanthocyclops kieferi*, nous avons trouvé deux périodes importantes d'activité reproductive qui se sont maintenues pendant les 4 années de nos recherches : une période maximale, de la fin de l'automne jusqu'en hiver, et une période minimale en été ». Le procédé utilisé par PLESA a été le décompte des femelles ovigères et de celles qui présentaient des caractères d'activité sexuelle.

Je rappellerai que l'analyse des populations *in situ* dans le karst est très difficile, car les animaux vivant dans des lieux accessibles à l'homme sont relativement rares ; il est donc obligatoire de faire appel à des analyses indirectes. Cette notion sera traitée dans la troisième partie de ce travail, consacrée à l'écologie des Cyclopides hypogés ; cependant, il était nécessaire de l'évoquer dans ce paragraphe relatif à la biologie, puisque c'est là le seul moyen d'aborder l'histoire des populations.

L'analyse de l'évolution saisonnière des populations de *Speocyclops racovitzai* et de *Graeteriella brehmi*, récoltées par filtrage continu à la fontaine de La Bièle et à la source de Jouan-d'Arau (Ariège), m'a permis de préciser le cycle de reproduction de

ces espèces. Il n'a pas été tenu compte des stades naupliens car, de taille très faible, ceux-ci n'ont pu être capturés dans les filets en gaze à bluter qui ont été utilisés (12).

A. Cycle de *Speocyclops racovitzai*.

1. EVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA POPULATION ÉTABLIE DANS LE SYSTÈME KARSTIQUE DE LA BIÈLE.

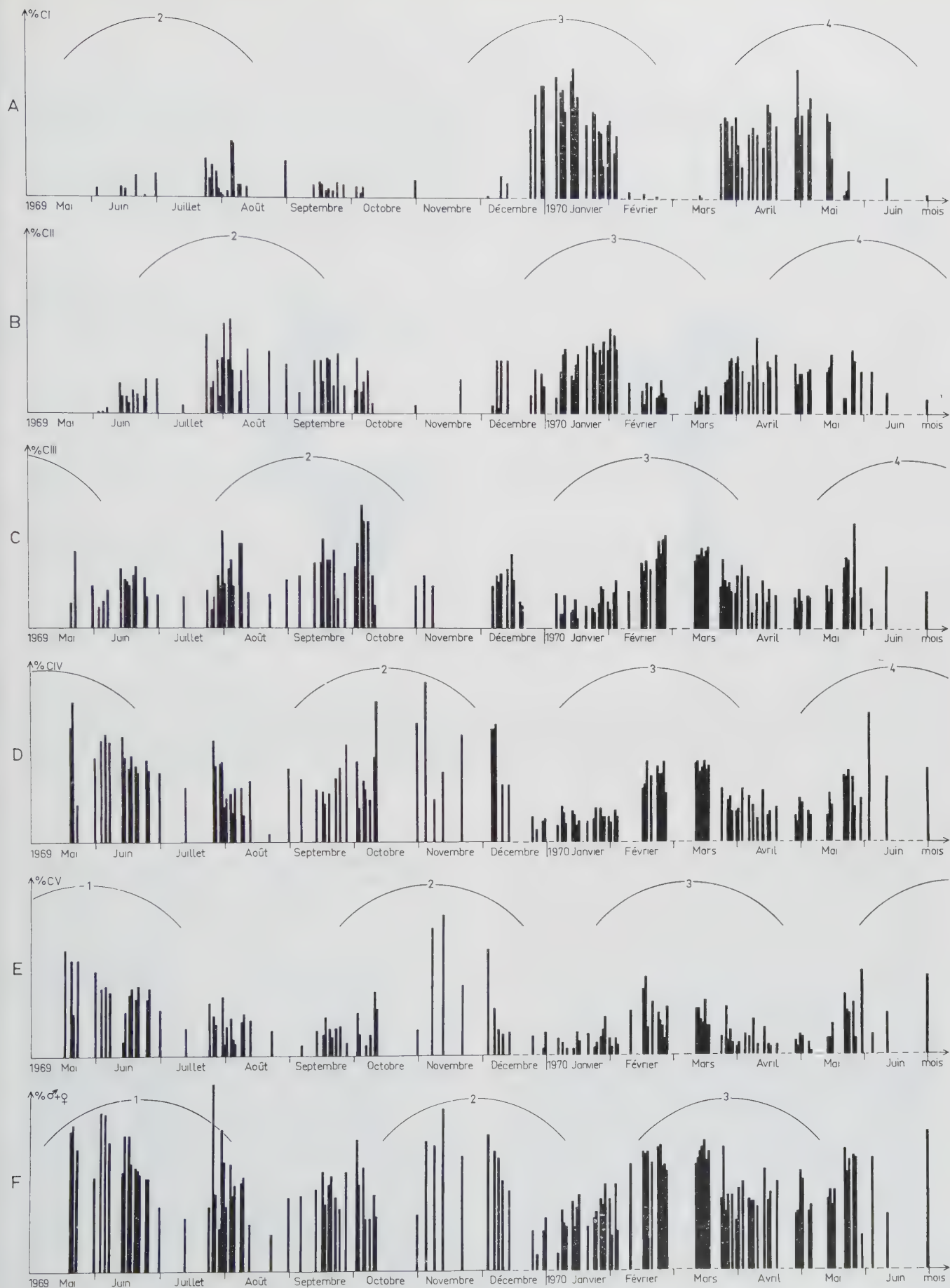
Cette population a été suivie du 16 mai 1969 au 30 juin 1970 ; les filets étaient généralement relevés toutes les 24 heures.

Sur la figure 29, j'ai indiqué, pour chaque prélèvement, les pourcentages de chaque stade copépodite par rapport au nombre total des copépodites, de même que les pourcentages d'adultes par rapport au nombre total d'individus récoltés ; les graphiques ainsi établis permettent de suivre l'évolution de la population de *Speocyclops racovitzai* peuplant le système karstique de La Bièle à partir des 28 698 exemplaires décomptés, soit 13 278 adultes et 15 420 copépodites.

(12) Voir la troisième partie : Ecologie des Cyclopides hypogés. Le détail des récoltes et les pourcentages utilisés pour suivre l'évolution des populations sont également indiqués dans cette partie de mon travail.

FIG. 29. — Evolution saisonnière de la population de *Speocyclops racovitzai* établie dans le système karstique de La Bièle.

En ordonnées, le pourcentage de chaque stade copépodite par rapport au total des copépodites, et le pourcentage d'adultes par rapport à l'ensemble des individus récoltés ; en abscisses, les dates des prélèvements (les périodes n'ayant pas fait l'objet d'une analyse quantitative des Cyclopides sont indiquées par des tirets).



Les résultats concernant les mois de février à juin 1970 sont partiels ; seuls quelques prélèvements ont été triés et analysés.

a — En mai et en juin 1969, les premiers stades copépodites CI et CII sont pauvrement représentés ; ils forment chacun 10 % à 15 % au maximum du nombre total des copépodites, pendant qu'on recense 30 % de copépodites III et 30 % à 40 % de copépodites IV et V.

En décembre et en janvier 1970, en revanche, les premiers stades copépodites forment 50 % du nombre total des copépodites ; les subadultes sont très mal représentés (10 % environ).

En suite de ces deux exemples, on peut conclure que les stades copépodites ne sont pas également répartis au cours de l'année. On voit sur la figure 29 que, quelle que soit la saison, chaque stade est néanmoins présent.

b — La population de subadultes, puis d'adultes, observée au mois de mai 1969 (fig. 29 F, 1) ne tarde pas à se reproduire ; le pourcentage d'adultes par rapport au nombre total d'individus récoltés qui était égal à 60 %, en moyenne, en mai, s'abaisse alors jusqu'à 25 % pendant la première quinzaine de juillet ; les copépodites I participent pour 20 % environ au total des récoltes du mois d'août (fig. 29 A, 2). Ces résultats sont en accord avec les résultats, obtenus en élevage, relatifs à la durée des étapes du développement : temps nécessaire à l'acquisition de la maturité sexuelle (2 semaines), temps écoulé entre le moment de la ponte et l'éclosion (2 semaines), et durée de la vie nauplienne (5 semaines) (13). De juillet à septembre apparaissent les copépodites II, d'août à octobre les copépodites III, en octobre et en novembre les copépodites IV et, enfin, en novembre et au début de décembre les copépodites V.

Une seconde génération d'adultes se développe à partir d'octobre 1969 (fig. 29 F, 2) ; les pourcentages de mâles et de femelles sont supérieurs à 60 % de l'ensemble de chaque prélèvement dès les premiers jours d'octobre ; la période de reproduction doit débuter dès ce moment puisque deux mois plus tard, pendant la seconde quinzaine du mois de décembre, le pourcentage d'adultes devient inférieur à 20 % en moyenne. En revanche, le nombre de copépodites I s'accroît considérablement puisqu'ils constituent plus de 50 % de l'ensemble de chaque prélèvement. Très nombreux en janvier 1970, ces copépodites I (fig. 29 A, 3) disparaissent dès la première quinzaine de février, cependant que les copépodites II donnent

naissance dès février aux copépodites III, puis aux copépodites IV (février et mars), enfin aux copépodites V ; les adultes sont nombreux dès le mois d'avril.

Une troisième génération d'adultes est alors recensée (fig. 29 F, 3) ; les copépodites I réapparaissent en nombre important dans les prélèvements au printemps (avril et mai) (fig. 29 A, 4).

Ainsi, au cours de ces treize mois, l'étude quantitative des différents stades de développement met en évidence l'existence de deux générations successives de *Speocyclops racovitzai*. Les copépodites I, très nombreux dès le printemps (avril et mai 1970) ainsi qu'à la fin de l'automne et au début de l'hiver (décembre 1969 et janvier 1970), sont néanmoins présents tout au long de l'année dans les prélèvements ; toutefois une nette périodicité de la reproduction est manifeste, ce qui permet de confirmer les résultats obtenus dans les élevages poursuivis dans la grotte-laboratoire.

c — En calculant pour chaque mois, de juin 1969 à mai 1970, le pourcentage de copépodites I par rapport au nombre total des individus récoltés, on obtient un diagramme reproduit à la figure 30 A.

Sur un total de 28 229 exemplaires de *Sp. racovitzai*, 3180 copépodites I ont été recensés.

Les copépodites I, complètement absents en novembre, représentent 12,79 % du total des prélèvements effectués en décembre et 22,66 % des prélèvements effectués en janvier. Ce taux devient pratiquement nul en février et en mars, mais se relève jusqu'à 19,67 % en avril et 21,01 % en mai, (tableau XVI).

TABLEAU XVI.

Speocyclops racovitzai : pourcentages mensuels de copépodites I à La Bièle (de juin 1969 à mai 1970).

Date	Total	CI	%
1969 - juin	4693	49	1,01
juillet	993	46	4,63
août	374	24	6,41
septembre	1073	35	3,23
octobre	991	11	1,10
novembre	52	0	
décembre	2491	319	12,79
1970 - janvier	4911	1113	22,66
février	3732	234	6,27
mars	3239	213	6,57
avril	4305	847	19,67
mai	1375	289	21,01

On voit qu'il existe deux périodes au cours desquelles les copépodites I apparaissent en grande

(13) Voir chapitre VII.

quantité ; l'une en décembre et en janvier, l'autre en avril et en mai.

Ce mode de représentation des résultats offre l'intérêt de permettre l'analyse de l'évolution de certaines populations quantitativement moins riches, telle celle de la source de Jouan-d'Arau qui est traitée plus loin.

ces mois là que, dans les prélèvements, on recense des femelles porteuses de spermatophores.

L'ensemble de ces résultats prouve, sans conteste, que *Speocyclops racovitzai* se reproduit toute l'année avec cependant une périodicité de reproduction. De la fin de l'automne jusqu'au début de l'été les jeunes

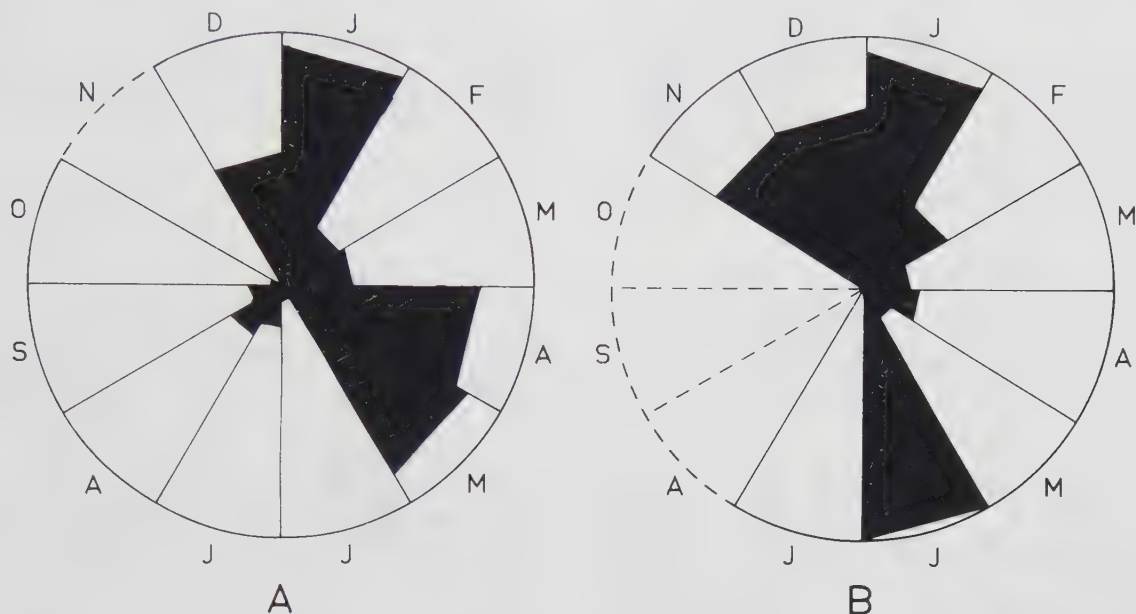


FIG. 30. — Evolution saisonnière de deux populations de *Speocyclops racovitzai* : diagrammes représentatifs de l'évolution mensuelle des pourcentages de copépodites I par rapport au nombre total d'individus récoltés.

A. Population établie dans le système karstique de La Bièle.

B. Population établie dans la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau.

d — Au cours de la détermination des stades de *Speocyclops racovitzai*, j'ai observé en avril et en décembre des femelles transportant des spermatophores ; les adultes étaient donc à ces époques en période d'activité reproductrice, ce qui correspond bien aux époques favorables établies lors de l'étude de la périodicité de reproduction en élevages.

e — En conclusion, il existe donc, dans l'année, deux périodes au cours desquelles les copépodites I de *Speocyclops racovitzai* forment une importante partie de la population vivant dans le système karstique de La Bièle ; ce sont les mois de décembre-janvier et avril-mai. Sachant qu'il s'écoule sept semaines entre le moment de la ponte et celui où le copépodite I apparaît (l'œuf demande deux semaines pour éclore, et la vie nauplienne dure cinq semaines en moyenne), les pontes ont eu lieu, d'une part, à partir du mois d'octobre jusqu'en décembre et, d'autre part, en mars et en avril ; or, c'est bien pendant

qu'ils sont beaucoup plus abondants. Deux générations se succèdent au cours de cette période ; elles correspondent à des pontes qui se sont effectuées à partir du mois d'octobre pour la première, à partir du mois de mars pour la seconde.

2. EVOLUTION DE LA POPULATION ÉTABLIE DANS LA NAPPE SUPERFICIELLE SUSPENDUE DE JOUAN-D'ARAU.

Les prélèvements analysés ont été régulièrement effectués de juin 1968 à mai 1969 ; les eaux de cette source étaient filtrées en permanence.

Sur un total de 4873 *Speocyclops racovitzai*, il y avait 676 copépodites I. Les pourcentages à partir desquels est établi le graphique de la figure 30 B sont inscrits sur le tableau XVII. En août, en septembre et en octobre 1968, le débit de la source était très faible (3 litres à la minute) et peu d'animaux ont été

entraînés (6 mâles et 1 copépodite III) ; c'est pourquoi les renseignements concernant l'état de la population pendant l'été et le début de l'automne font pratiquement défaut.

Cependant, dès le mois de novembre, les copépodites I sont bien représentés dans les filtrages (18,48 %) et cette situation persiste jusqu'au mois de janvier (23,29 %). Il en est de même en juin (25,08 %). D'autre part, pendant les mois de décembre, de janvier et de mars, il a été permis de reconnaître la présence de nombreuses femelles portant des spermatophores.

Ici encore, apparaissent donc très nettement les deux périodes de reproduction décelées chez *Speocyclops racovitzai* au niveau de la source de La Bièle.

TABLEAU XVII.

Speocyclops racovitzai : pourcentages mensuels de copépodites I à Jouan-d'Arau (de juin 1968 à mai 1970).

Date	Total	CI	%
1968 - juin	909	228	25,08
juillet	22	0	
août	2	0	
septembre	3	0	
octobre	2	0	
novembre	541	100	18,48
décembre	912	166	18,20
1969 - janvier	395	92	23,29
février	63	6	9,52
mars	961	43	4,47
avril	276	16	5,79
mai	787	25	3,17

B. Cycle de *Graeteriella brehmi*.

1. EVOLUTION DE LA POPULATION ÉTABLIE DANS LE SYSTÈME KARSTIQUE DE LA BIÈLE.

Les observations ont été menées du 16 mai 1969 au 30 juin 1970 ; 17 781 exemplaires de *Graeteriella brehmi* ont été décomptés à l'occasion de cette étude, soit : 9258 mâles et femelles, et 8523 copépodites.

a — J'ai calculé, pour chaque prélèvement et de la même façon que pour *Speocyclops racovitzai*, le pourcentage du nombre d'individus aux différents stades copépodites en fonction du nombre total de copépodites. Deux périodes sont très significatives : juin-juillet 1969 (fig. 31 A) et décembre 1969-janvier 1970 (fig. 31 B).

En juin-juillet 1969, les copépodites I forment de 5 % à 10 % environ de l'ensemble des copépodites ; on compte 20 % en moyenne de copépodites II, 30 % de copépodites III, 50 % à 70 % de copépodites IV,

tandis que les subadultes représentent seulement 5 % à 10 % du total.

Le stade adulte et la maturité sexuelle sont atteints en septembre 1969. On peut donc admettre que, dès novembre, les copépodites I apparaissent au sein de la population.

En effet, en décembre 1969 et en janvier 1970, les copépodites I, issus de cette génération, sont encore relativement nombreux (20 %). Les pourcentages atteints par les copépodites II sont déjà élevés (40 % environ) ; 30 % des copépodites sont au stade CIII, 20 % à 30 % au stade CIV ; cependant, on n'observe que très peu de subadultes.

En mars et en avril, apparaissent les premiers adultes de la troisième génération recensée au cours de ce cycle d'analyse de populations.

b — Le diagramme de la figure 32 A représente l'évolution des pourcentages mensuels (juin 1969 à mai 1970) de copépodites I par rapport au nombre total de *Graeteriella brehmi* récoltées (tableau XVIII). Les plus forts pourcentages ont été relevés en janvier (8,65 %), puis en avril et en mai (10,95 % et 15,34 %).

c — L'ensemble de ces résultats conduit à reconnaître que dans la population de *Graeteriella brehmi* qui occupe le système karstique de La Bièle, apparaissent deux périodes préférentielles de reproduction par an. La première commencerait au début de l'automne car les copépodites I sont relativement nombreux en décembre et en janvier ; la seconde période de reproduction débiterait avec la fin de l'hiver : en effet, les copépodites I sont à nouveau particulièrement abondants en avril et en mai.

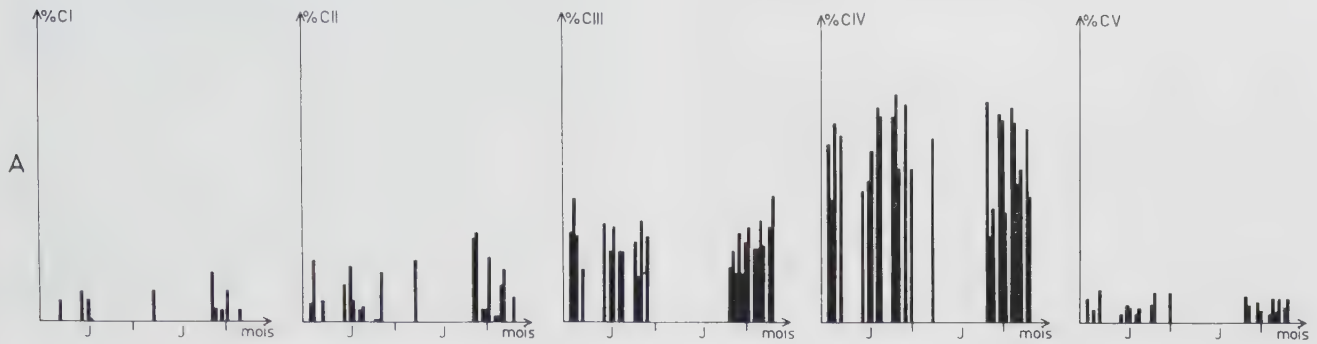
Le fait que des copépodites I soient capturés en plus ou moins grand nombre pendant toutes les saisons montre, par ailleurs, que *G. brehmi* se reproduit toute l'année.

TABLEAU XVIII.

Graeteriella brehmi : pourcentages mensuels de copépodites I à La Bièle (de juin 1969 à mai 1970).

Date	Total	CI	%
1969 - juin	3979	52	1,30
juillet	464	10	2,15
août	524	5	0,95
septembre	369	3	0,81
octobre	534	6	1,12
novembre	2	0	
décembre	1275	62	4,46
1970 - janvier	2171	188	8,65
février	1597	85	5,32
mars	1737	204	11,74
avril	3639	435	11,95
mai	1232	189	15,34

JUIN - JUILLET 1969



DECEMBRE 1969 - JANVIER 1970

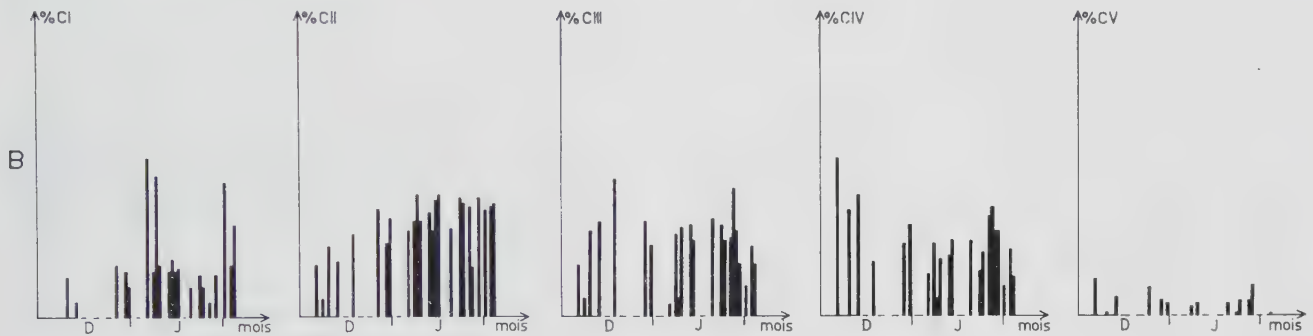


FIG. 31. — Evolution saisonnière de la population de *Graeteriella brehmi* établie dans le système karstique de La Bièle. A : juin et juillet 1969 ; B : décembre 1969 et janvier 1970.

En ordonnées, le pourcentage de chaque stade copépodite par rapport au total des copépodites ; en abscisses, les dates des prélèvements (les périodes n'ayant pas fait l'objet d'une analyse quantitative des Cyclopidés sont indiquées par des tirets).

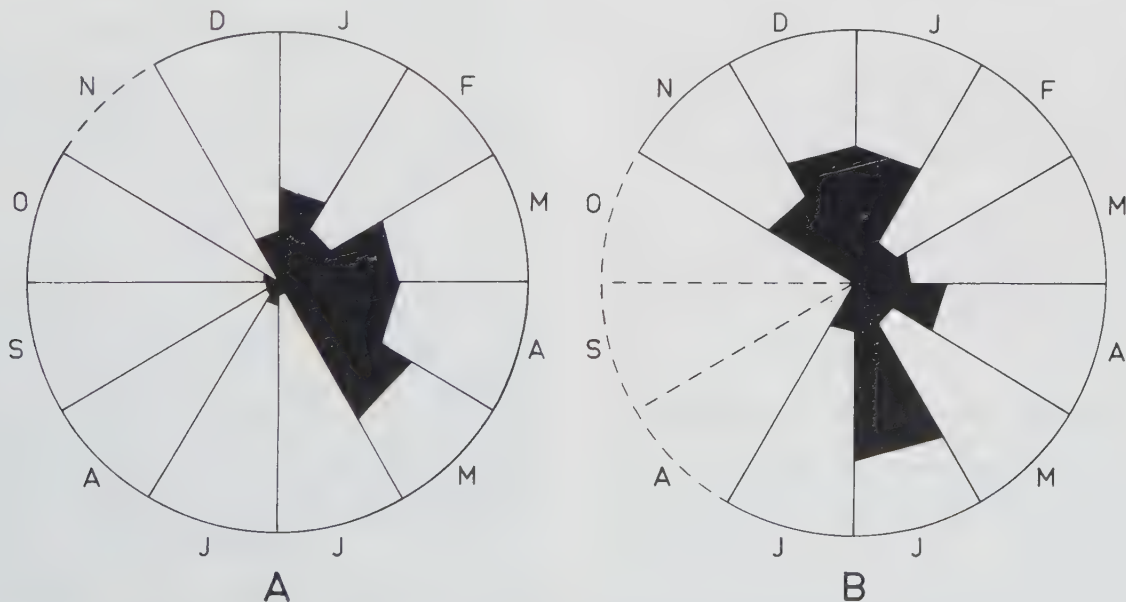


FIG. 32. — Evolution saisonnière de deux populations de *Graeteriella brehmi* : diagrammes représentatifs de l'évolution mensuelle des copépodites I par rapport au nombre total d'individus récoltés.

A. Population établie dans le système karstique de La Bièle.

B. Population établie dans la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau.

2. EVOLUTION DE LA POPULATION ÉTABLIE DANS LA NAPPE SUPERFICIELLE SUSPENDUE DE JOUAN-D'ARAU.

De juin 1968 à mai 1969, 3542 exemplaires de *Graeteriella brehmi* ont été expulsés du système de Jouan-d'Arau, dont 382 copépodites I (aucun renseignement n'a pu être obtenu pendant les mois d'été).

Le pourcentage de copépodites I en fonction du total des prélèvements est de 10,14 % en novembre, de 13,37 % en décembre et de 13,35 % en janvier ; de 9,48 % en avril, il s'élève à 17,72 % en juin (tableaux XIX et fig. 32 B).

TABLEAU XIX.

Graeteriella brehmi : pourcentages mensuels de copépodites I à Jouan-d'Arau (de juin 1968 à mai 1969).

Date	Total	CI	%
1968 - juin	660	117	17,72
juillet.....	61	3	4,91
août	8	0	
septembre	10	0	
octobre.....	9	0	
novembre	483	49	10,14
décembre.....	718	96	13,37
1969 - janvier.....	307	41	13,35
février.....	108	5	4,62
mars.....	452	26	5,75
avril.....	274	26	9,48
mai.....	452	19	4,20

Ainsi se dégage nettement l'existence de deux périodes de reproduction ; elles coïncident avec celles reconnues pour la population de *G. brehmi* de La Bièle. L'une débute en automne, l'autre à la fin de l'hiver.

Néanmoins, les copépodites I sont présents dans les prélèvements tout au long de l'année ; par conséquent, à la reproduction continue se superpose une périodicité saisonnière.

C. Discussion des résultats et conclusions.

Au terme de cette étude consacrée à l'évolution saisonnière des populations de *Speocyclops racovitzai* et de *Graeteriella brehmi*, il paraît utile de préciser certains points.

Il est admis que, malgré le rejet permanent des Cyclopidés au niveau des exutoires de La Bièle et de Jouan-d'Arau, les populations vivant en amont ne

sont pas modifiées dans leur composition en dépit des pertes importantes et continues qu'elles subissent. Chaque récolte correspond donc à un échantillonnage de la population à une date précise ; le calcul des pourcentages de chaque stade de développement permet d'en suivre l'évolution.

L'extrême allongement de la durée du développement postembryonnaire rend malaisée la distinction des générations successives. Il convient, en outre, de tenir compte du fait que chaque stade de développement est présent tout au long de l'année pour la raison que des pontes ont lieu en dehors des périodes maximales de reproduction.

Il est néanmoins possible de déceler des différences suffisantes dans les proportions des divers stades de développement, et en particulier des copépodites I, pour établir que les populations de *Speocyclops racovitzai* et de *Graeteriella brehmi* présentent, dans les conditions naturelles, des variations saisonnières.

Le cycle biologique de ces deux espèces hypogées se caractérise par deux maximums de reproduction, le premier en automne et le second au printemps, encore que la reproduction ne s'interrompe à aucun moment de l'année.

La génération d'automne commence à se reproduire dès le printemps. On peut admettre, et les résultats obtenus à partir des élevages en apportent la confirmation, que deux générations d'adultes coexistent.

La mise en évidence de deux périodes privilégiées de reproduction incite à établir une comparaison avec des Cyclopidés épigés dicycliques.

Ainsi, *Cyclops strenuus strenuus*, dans les eaux permanentes, se reproduit au printemps et à la fin de l'automne ainsi que l'ont montré ROEN (1957) au Danemark, ou ELGMORK (1955) en Norvège ; son cycle est différent en Angleterre où ELBOURN (1966) compte cinq générations successives par an.

L'évolution de *Diacyclops bicuspidatus*, souvent cité comme une espèce polycyclique (RYLOV, 1948), comporte selon EINSLE (1965) deux générations dans l'année, dans le lac de Constance. A la suite de son travail sur la population d'un lac situé dans la région de Silkeborg, ROEN (1957) parvient à des conclusions analogues. Il reconnaît, par ailleurs, que ces deux générations diffèrent par leur biologie. La première génération qui apparaît au début de l'été se développe lentement jusqu'en automne ; les pontes commencent au début du printemps. La seconde génération évolue au contraire très rapidement puisque sa période de reproduction débute dès la fin du printemps. Les adultes des deux générations vivent simultanément.

CHAMPEAU (1970) indique que *D. bicuspidatus* est une espèce bivoltine dans les eaux temporaires pro-

vençales ; son cycle est très proche de celui de *D. bicuspidatus odessanus* dont les périodes maximales de reproduction se situent l'une à la fin de l'automne, l'autre à la fin de l'hiver et au printemps. *D. bicuspidatus thomasi* est également bicyclique à Leavenworth County, State Lake, Kansas (ARMITAGE et TASH, 1967) ; les copépodites I apparaissent en mars pour la première génération et à la fin du mois d'avril pour la seconde.

Au cours de l'évolution cyclique s'intercale presque toujours une diapause estivale affectant principalement les copépodites IV.

Cyclops abyssorum et *C. bohater* sont bicycliques dans les lacs d'Europe centrale (RYLOV, 1948).

Il est intéressant de souligner le fait que, chez *Speocyclops racovitzai* et chez *Graeteriella brehmi* (de même que chez *Sp. gallicus* et chez *G. unisetigera* observés en élevages), le cycle saisonnier de reproduction suit avec une exactitude relativement grande les cycles qui viennent d'être signalés et qui concernent les Cyclopidés épigés. Ce pourrait être une réponse aux interrogations de RACOVITZA (1907, p. 416) : « Existe-t-il semblable mémoire héréditaire chez ces Animaux pour les périodes sexuelles qui dérivent aussi d'une adaptation aux variations saisonnières ? En d'autres termes, les Cavernicoles qui

habitent un milieu à température constante, ont-ils des périodes de maturité sexuelle comme leurs proches lucicoles soumises aux variations saisonnières ? ».

Il faut noter, toutefois, que la reproduction cyclique chez les Cyclopidés hypogés est beaucoup moins nette que chez les Cyclopidés épigés. La raison en est que les formes hypogées peuvent se reproduire toute l'année, comme l'ont prouvé les élevages poursuivis dans la grotte-laboratoire de Moulis et aussi les prélèvements effectués dans le milieu naturel.

Ajoutons, enfin, que le maximum d'activité reproductrice coïncide, aussi bien chez *Speocyclops* que chez *Graeteriella*, avec le moment où l'activité des systèmes karstiques est la plus forte. En effet, le début de l'hiver et le printemps sont marqués, dans les Pyrénées, par des successions de crues dont le rôle énergétique ne doit pas être négligé.

C'est pourquoi, il convient, pour répondre à la question posée par RACOVITZA, d'insister davantage sur la nature « ouverte » des systèmes karstiques qui subissent donc de façon très précise l'influence des variations saisonnières extérieures, influence qui se traduit par des réponses biologiques (cycle de reproduction), plutôt que de faire appel à une « mémoire héréditaire ».

III. CONCLUSIONS :

PÉRIODICITÉ DE REPRODUCTION DES COPÉPODES HYPOGÉS ET COMPARAISONS AVEC D'AUTRES CRUSTACÉS TROGLOBIES.

L'étude des cycles saisonniers de reproduction, dans des conditions d'élevage et dans la nature, de quatre espèces appartenant aux genres troglobies *Speocyclops* et *Graeteriella*, a permis d'établir, bien que la reproduction se poursuive toute l'année, l'existence de deux périodes d'activité sexuelle maximale : l'une en automne, l'autre au printemps.

PLESA (1967, 1969) a suivi pendant cinq ans l'évolution d'une espèce hypogée *Acanthocyclops kieferi* ; il a examiné 341 femelles. Ces Cyclopidés, récoltés dans le milieu interstitiel d'une grotte de Roumanie (peștera de la Vadu-Crisului) montrent une activité sexuelle de type monocyclique ; cependant des pontes ont été observées tout au long de l'année. Des femelles ovigères ont été recensées en automne et au début de l'hiver.

ROUCH (1968 a, p. 118) qui n'a décelé, en élevages, aucun rythme saisonnier dans l'activité reproductrice des femelles de trois espèces troglobies, *Nito-*

crella subterranea, *Bryocamptus pyrenaicus* et *Antrocamptus catherinae*, écrit : « Il est toutefois possible que, dans des conditions d'élevage favorables, une espèce ne présente aucun rythme saisonnier, ce qui ne permet en rien de préjuger sur la nature du cycle de l'animal dans son milieu naturel ».

Ainsi, dans l'état actuel de nos connaissances, les résultats acquis permettent d'affirmer que les Cyclopidés hypogés possèdent une reproduction saisonnière.

Mais il convient de remarquer que les documents dont nous disposons relativement aux autres Crustacés troglobies varient considérablement quant à la présence ou à l'absence de rythme saisonnier reproducteur.

Les Bathynelles se reproduisent toute l'année (JAKOBI, 1954).

Monodella argentarii (STELLA, 1955) présente une périodicité de la reproduction, la saison des pontes se situant au début de l'été ; une semblable périodicité est connue pour *Thermosbaena mirabilis* (in DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960).

Dans la nature, les Isopodes interstitiels *Microcharon marinus* et *Angeliera phreaticola* présentent un cycle de reproduction annuel et saisonnier. *Microcharon angelieri* se reproduit toute l'année avec néanmoins une période de plus grande fécondité en octobre (COINEAU, 1971). Selon MESTROV (1964), les populations de *M. acherontis* ont toute l'année des femelles ovigères.

Les populations d'*Asellus cavaticus* (HENRY, 1964, 1969) renferment des femelles ovigères quelle que soit la saison, aussi bien dans la nature que dans les élevages. Cependant, HENRY indique (1969, p. 122) : « Les élevages nous autorisent à penser qu'il existe une période plus propice à l'activité sexuelle des femelles qui se situerait au printemps ».

Niphargus virei (HUSSON, 1949) et *N. kochianus* (DUSSART *et al.*, 1966) présentent des femelles ovigères toute l'année. Dans son ouvrage de 1960, GINET prouve que *N. virei* se reproduit tout au long de l'année mais que le nombre de pontes augmente au printemps (mai-juin) et diminue à la fin de l'automne (novembre-décembre) ; un résultat identique a été obtenu à propos de *N. longicaudatus* (GINET, 1969) à partir d'observations dans la nature. STRASKRABA (1972) signale que *N. valachicus* pond en mai et en juin.

Salentinella denticulata se reproduit en automne (in DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960).

JEGLA (1966, 1969) et POULSON et SMITH (1969) signalent un cycle saisonnier de reproduction chez *Palaemonias ganteri* et *Orconectes pellucidus*.

Pour des groupes zoologiques autres que les Crustacés, des recherches montrent soit l'absence de cycle

saisonnier de reproduction (DELEURANCE - GLAÇON, 1963 ; DELEURANCE-GLAÇON et DELEURANCE, 1964), soit la présence d'un tel cycle (POULSON, 1964 ; BARR, 1968 ; POULSON et SMITH, 1969, pour ne citer que les auteurs les plus récents).

Il convient cependant de souligner que c'est généralement à partir d'observations sur des espèces hypogées en élevages que repose la notion d'absence de cycle saisonnier de reproduction. Ainsi que le note HUSSON (1971, p. 312) : « Il serait semble-t-il souhaitable que ces observations soient reprises en milieu naturel et étendues à un plus grand nombre d'espèces troglobies ».

Dans la nature, en effet, les conditions de vie sont loin d'être aussi stables que celles réalisées dans les élevages. Aussi, dès 1939, HAWES suggère que les animaux aquatiques troglobies ont un rythme saisonnier imposé par l'alternance des basses eaux d'été et des crues d'hiver qui amènent un important apport de nourriture (« flood factor »). Les travaux de POULSON et SMITH (1969) et de GINET (1969) sont autant de confirmations de cette hypothèse ; en outre, dans certains cas, l'élévation de température n'est pas un facteur négligeable ; elle déclencherait la période de reproduction, ceci chez *Monodella argentarii* (STELLA, 1955) et chez *Microcharon marinus* (COINEAU, 1971).

GINET (1969, p. 396) admet que, pour *Niphargus longicauda*, les variations saisonnières du milieu aquatique « seraient donc les responsables indirects des variations du rythme sexuel qui suivraient avec un temps de latence de quelques mois ces variations saisonnières du milieu ». Cette notion est sans doute valable pour la plupart des espèces hypogées. Cependant des études écologiques devraient être entreprises pour vérifier le bien-fondé de ces assertions.

SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES COPÉPODES CYCLOPIDES HYPOGÉS (CRUSTACÉS), (Suite)

par Françoise LESCHER-MOUTOUÉ (1)

TROISIÈME PARTIE.

ÉCOLOGIE DES CYCLOPIDES HYPOGÉS.

INTRODUCTION	584	2. Nappes superficielles suspendues	587
		a. Milieu hypotelminorhéique	587
		b. Nappes situées dans le cortex de désa- grégation	587
		C. Conclusions	587
CHAPITRE X.		II. Stations étudiées : présentation d'ensemble ..	587
LES EAUX SOUTERRAINES.		A. Massif karstique de Sourroque	587
PRÉSENTATION DES STATIONS ÉTUDIÉES.		1. Situation géographique	587
I. Les eaux souterraines	585	2. Géologie	587
A. Terrains perméables en grand	585	3. Hydrographie, localisation des stations étudiées	589
1. Zones d'un massif karstique	585	a. Vallée du ruisseau de Sour	589
2. Recherches écologiques récentes démon- trant la présence de microcrustacés aqua- tiques dans les différentes zones des mas- sifs karstiques	586	b. Vallée du Lez	590
B. Terrains perméables en petit	586	c. Vallée de la rivière d'Alos	590
1. Milieu phréatique	586	d. Vallée du Salat	591
		4. Recherches antérieures faunistiques et écologiques	591

(1) Laboratoire souterrain du C.N.R.S., 09410 Moulis, France.

B. Massif karstique d'Arbas	591
1. Situation géographique ; hydrographie du massif	591
2. Travaux écologiques antérieurs	591
C. Massif karstique de l'Estelas-Balaguères ...	591

CHAPITRE XI.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS
DES NAPPES SUPERFICIELLES SUSPENDUES.

I. Généralités	592
A. Milieu hypotelmiorhéique	592
B. Cortex de désagrégation	594
C. Conclusions	594
II. La nappe de Jouan-d'Arau	594
A. Observations géologiques, hydrogéologiques et physico-chimiques	594
1. Géologie et hydrogéologie	594
a. L'exutoire	594
b. Etude des débits	596
c. Cycle hydrologique annuel	596
d. Modalités des réponses de la source aux précipitations	597
1) Crues faisant suite à l'étiage estival	597
2) Crues du printemps	597
3) Conclusions	597
e. Estimation des réserves et étude d'un étiage	597
2. Caractéristiques physico-chimiques	599
a. Résultats des analyses physico-chimiques	599
1) Etude de la résistivité	599
2) Autres caractéristiques	600
3) Remarques	600
b. Etude des températures	600
3. Conclusions	600
B. Etude du peuplement	601
1. Aspect qualitatif	601
2. Aspect quantitatif	603
a. Bilan quantitatif des Crustacés	603
b. Modalités des sorties des Crustacés ...	603
1) Observations sur le nombre de Crustacés capturés et les débits de la source	603
2) Analyse de six périodes de crues ..	606
c. Etude des Cyclopidés	607
1) Structure de la population	607
2) Composition de chaque espèce ; évaluation de la sex-ratio	608
— <i>Speocyclops racovitzai sandetsi</i>	608
— <i>Graeteriella brehmi</i>	608
— <i>Paracyclops fimbriatus</i>	609
— Conclusion	610
3) Comparaison des résultats globaux avec ceux de prélèvements partiels	610
3. Conclusions	610

III. Généralisation des résultats	611
A. Source de Millas	611
B. Source de La Bièle	612
1. Etude physico-chimique des eaux	613
2. Etude du peuplement	613
C. Le col de La Crouzette	613
D. Ecoulements de subsurface à Moulis	613
E. Conclusions	614

IV. Discussion et conclusions générales	614
---	-----

CHAPITRE XII.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS.
DE LA ZONE D'INFILTRATION DES KARSTS.

I. Introduction	616
II. Fontaine de La Bièle	617
A. Géographie, géologie et hydrogéologie, physico-chimie	617
1. Situation géographique et géologique ..	617
2. Hydrogéologie	617
a. Caractères hydrologiques	617
b. Analyse des données limnigraphiques ..	618
1) Etude des tarissements	619
2) Temps de réponse de la résurgence aux précipitations atmosphériques ..	619
c. Relevés limnimétriques	620
3. Données physico-chimiques	620
a. Relevés thermiques	620
1) Cycle saisonnier	620
2) Cycle journalier	621
3) Période de crue	621
b. Données chimiques	623
1) Résistivité	623
2) Autres caractéristiques	623
4. Conclusions	623
B. Etude du peuplement	623
1. Aspect qualitatif	624
2. Aspect quantitatif	624
a. Bilan quantitatif des Crustacés	624
b. Etude des sorties quotidiennes de Crustacés	625
1) Comparaison avec les valeurs de débit	625
2) Modalités des sorties au cours d'une crue	625
c. Estimation du nombre réel de Crustacés expulsés au cours des crues	627
d. Etude des Cyclopidés	627
1) Structure de la population	629
2) Composition spécifique, évaluation de la sex-ratio	632
— <i>Speocyclops racovitzai sandetsi</i>	632
— <i>Graeteriella brehmi</i>	632
— <i>Speocyclops anomalus</i>	632
— <i>Paracyclops fimbriatus</i>	632
— <i>Eucyclops serrulatus</i>	634

3. Conclusions	634
III. Discussion et conclusions générales	634

CHAPITRE XIII.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS
DE LA ZONE NOYÉE DES KARSTS.

I. Système karstique du Goueil-di-Her	637
A. Cadre hydrographique, topographie de la grotte	637
B. Observations hydrologiques	639
C. Caractéristiques physico-chimiques des eaux du système	639
1. Etude de la température	639
2. Analyses chimiques	641
a. Résistivité	641
b. Autres facteurs	642
3. Caractéristiques granulométriques des biotopes interstitiels réalisés dans la grotte	644
D. Conclusions aux observations hydrologiques et physico-chimiques	644
E. Etude du peuplement	644
1. Liste faunistique	645
2. Les Cyclopidés dans les eaux interstitielles	645
a. Analyse des récoltes au niveau des plages émergées	645
1) Sondages dans la galerie du ruisseau	645
2) Sondages au niveau de la voûte mouillante	646

b. Analyse des récoltes dans les sédiments profonds submergés	646
1) Pompages dans la galerie du ruisseau	646
2) Pompages au niveau de la voûte mouillante	647
c. Conclusions sur les Cyclopidés récoltés dans les eaux interstitielles	647
3. Les Cyclopidés dans les eaux libres	648
a. Analyse des récoltes dans les eaux libres de la grotte	648
1) Filtrages du ruisseau souterrain ..	648
2) Les Cyclopidés de la réserve d'eau de la voûte mouillante	648
3) Pêches dans les laisses d'eau de la galerie d'accès	650
4) Filtrages au niveau des éboulis de l'entrée de la grotte	651
b. Analyse des récoltes au niveau des résurgences pérennes	651
1) Filtrages des « Yeux »	651
2) Filtrages de « Bernatas »	651
c. Conclusions sur les Cyclopidés récoltés dans les eaux libres	651
F. Conclusions	652

II. Système karstique de Moulis	653
1. Aspect qualitatif	654
2. Aspect quantitatif	654
3. Conclusions	655
III. Système karstique du Baget	656
1. Liste des Cyclopidés	656
2. Analyse quantitative poursuivie au cours d'une période de crue	657
3. Conclusions	660
IV. Discussion et conclusions générales	660

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

TAXONOMIE ET BIOGÉOGRAPHIE	663
DONNÉES BIOLOGIQUES	663
DONNÉES ÉCOLOGIQUES	665

TRAVAUX CITÉS.

INTRODUCTION.

Ainsi que de nombreux travaux d'ordre strictement systématique ou faunistique l'ont montré, les Cyclopidés hypogés ont colonisé des biotopes très diversifiés : grottes, nappes phréatiques et milieu hyporhéique (ORGHIDAN, 1959), circulations superficielles, entre autres.

Seules recherches d'ordre écologique effectuées à ce jour et concernant ce groupe, l'étude *in situ* de la périodicité reproductrice d'*Acanthocyclops kieferi* (PLESA, 1967) et l'étude des Cyclopidés hypogés peuplant une nappe superficielle suspendue (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 *d*) apportent des données fragmentaires.

C'est pourquoi je me suis efforcée, dans ce qui constitue la troisième partie de ce mémoire, de mieux définir le statut écologique des Cyclopidés souterrains tant du point de vue des caractéristiques hydro-

géologiques, physiques et chimiques de certains milieux, que de l'importance et de la structure de leurs populations.

En effet, les biotopes variés des Pyrénées centrales dans lesquels j'ai pu mettre en évidence de riches populations de Cyclopidés souterrains appartenant aux genres *Speocyclops* et *Graeteriella* se prêtaient, pour la plupart, à ce genre de recherches.

Les milieux de type interstitiel dont l'analyse a été poursuivie en premier lieu se rattachent au biotope hypotelminorhéique (MESTROV, 1962 *a*) et aux nappes situées dans le cortex de désagrégation.

Les massifs karstiques et leur peuplement seront ensuite envisagés en fonction des différents habitats réalisés en leur sein, habitats qui sont caractérisés par des données hydrogéologiques.

CHAPITRE X.

LES EAUX SOUTERRAINES. PRÉSENTATION DES STATIONS ÉTUDIÉES.

I. LES EAUX SOUTERRAINES.

Les eaux souterraines continentales se répartissent en plusieurs catégories selon la nature des terrains dans lesquels elles circulent. On distingue ainsi les terrains perméables en grand et les terrains perméables en petit, termes empruntés à DAUBRÉE (1887). C'est la même distinction que retient MARTEL (1921, p. 108) avec les notions de « perméabilité indirecte ou de fissuration et perméabilité directe ou d'interstices », qui caractérisent ainsi le mode de circulation des eaux dans chaque type de terrain.

A. Terrains perméables en grand.

Par *terrains perméables en grand*, sont essentiellement considérés les terrains karstiques (bien que les terrains cristallins et métamorphiques puissent offrir une perméabilité identique). Dès 1907 (p. 385), RACOVITZA attire l'attention des biologistes sur l'existence d'un réseau de fentes qu'il considère être « l'habitat réel » de nombreux cavernicoles aquatiques et terrestres ; il est suivi en cela, pour ne citer que certains d'entre eux, par JEANNEL (1923), CHAPPUIS (1927) et LERUTH (1939 a). C'est à ROUCH (1964, 1968 a) que revient le mérite d'avoir, par des études d'ordre quantitatif, montré l'existence d'un transit d'espèces aquatiques (Crustacés) au sein du réseau de fentes et prouvé ainsi que l'habitat des biotes aquatiques n'était pas limité aux collections d'eau que l'on rencontre dans le réseau de conduits accessible à l'homme.

1. ZONES D'UN MASSIF KARSTIQUE.

En 1968, ROUCH classe les milieux aquatiques réalisés dans les massifs calcaires, non plus en fonction des biotopes observés dans les grottes (LERUTH, 1939 a ; CHODOROWSKI, 1962) mais selon la place qu'ils occupent au sein du massif, utilisant pour ce faire les divisions proposées par les géologues et les hydrogéologues.

Il convient d'ailleurs de signaler à ce sujet qu'il existe plusieurs terminologies qui ne coïncident pas de façon étroite les unes avec les autres. Reprenant les données de CVIJIC (1918), GÈZE (1958 ; 1965, p. 29) est amené à distinguer :

« I : une zone supérieure, normalement sèche ou à écoulement libre, de *percolation temporaire*, où prédomine la descente verticale des eaux après les pluies...

II : une zone moyenne, tantôt à écoulement libre, tantôt à conduites forcées, de *circulation permanente*, où prédomine l'écoulement latéral des eaux. C'est le domaine de réseau de conduits par lequel les rivières souterraines aboutissent aux grandes résurgences des vallées.

III : une zone inférieure, constamment noyée, d'*imbibition générale*, avec eau statique « dormante », qui ne pourra partiellement remonter vers les sources de thalweg que sous l'influence de la pression

exercée par les masses d'eau supérieures. C'est le domaine de l'eau de fond. »

Les hydrogéologues américains proposent une division des massifs karstiques fondée sur la zonation des aquifères ; MEINZER (1923) distingue ainsi une zone *non saturée* (eau vadose) qui surmonte une zone *saturée* (eau phréatique) avec, comme surface de séparation entre les deux, la « water-table » (qui est assimilée au niveau piézométrique). SWINNERTON (*in* GÈZE, 1965) estime que les conduits majeurs, ou drains préférentiels, s'installent au niveau de la « water-table », donc près de la surface de la zone saturée.

Enfin, les hydrogéologues français contemporains utilisent une classification identique à celle de MEINZER. Ainsi, CASTANY (1963, p. 561) appelle la zone saturée « karst noyé », la zone non saturée « karst dénoyé » ; la « water-table » est nommée « surface libre ». Cet auteur note en outre que (p. 569) « la tranche de terrain intéressée par la surface libre est celle par excellence des fissures ouvertes dues aux oscillations du niveau de l'eau et à une circulation active ».

Plus récemment, MANGIN (1969, 1970) a proposé un modèle d'organisation du karst noyé, représentation étayée par de nombreuses observations d'ordre hydrogéologique et géologique, et confirmée par l'étude de différents massifs karstiques.

Cet auteur distingue, dans la zone noyée, une zone profonde surmontée de ce qu'il nomme un « volume dynamique intéressant l'exutoire dont une partie est située au-dessus du niveau passant par cet exutoire, une autre partie en dessous » (1970 *b*, p. 293).

Dans le volume dynamique existent des systèmes de drainage ainsi expliqués par MANGIN (1969, p. 293) : « Il est donc possible de se représenter ce karst noyé comme formé par un drain principal (système de 1^{er} ordre) et par un certain nombre de systèmes plus petits, dits de 2^e ordre, non en relation les uns avec les autres, mais tous en relation avec le drain ».

En conclusion, et en tenant compte de ces différentes données, j'adopterai pour cette étude écologique le schéma suivant, rendant une image de la zonation d'un massif karstique :

1 — Une zone supérieure d'*infiltration*, avec prédominance des circulations d'eau verticales ; elle correspond à la zone dite de percolation temporaire, ou encore à la zone dénoyée de CASTANY.

2 — Une zone inférieure *noyée* subdivisée en deux parties :

— la première constituée par le volume dynamique (MANGIN, *op. cit.*) ; c'est à ce niveau que se dévelop-

pent les cours d'eau souterrains pérennes qui s'écoulent vers l'extérieur soit en écoulement libre (avec parfois des voûtes mouillantes), soit en conduites forcées ;

— l'autre, profonde, avec une dynamique qui n'intéresse pas l'exutoire. Toutefois, une partie de ces eaux peut ressortir à l'exutoire grâce aux échanges qui s'effectuent au contact du volume dynamique ; cette partie profonde de la zone noyée n'existe pas dans tous les cas.

2. RECHERCHES ÉCOLOGIQUES RÉCENTES DÉMONSTRANT LA PRÉSENCE DE MICROCRUSTACÉS AQUATIQUES DANS LES DIFFÉRENTES ZONES DES MASSIFS KARSTIQUES.

Les travaux récents d'ordre écologique consacrés aux Crustacés aquatiques hypogés des massifs karstiques confirment entièrement les résultats exposés par ROUCH (1968 *a*) et relatifs aux Harpacticides souterrains. C'est ainsi que DELAY (1968) a retrouvé le transit des formes souterraines au niveau de la zone d'infiltration.

Par ailleurs, il est apparu qu'une riche faune hypogée occupe le karst noyé. Si ce dernier est inaccessible, la faune peut être néanmoins mise en évidence par filtrage continu des exutoires (ROUCH, 1968 *a*, 1970, 1972 ; ROUCH *et al.*, 1968).

Dans le cas où existe un drain pénétrable sur une partie de son trajet, l'observation prouve que les remplissages rencontrés à ce niveau représentent des biotopes extrêmement favorables pour l'établissement de populations d'espèces cavernicoles aquatiques (DANCAU et SERBAN, 1963 ; PLESA, 1967, 1969 ; ROUCH, 1968 *a* ; LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970 *a*, *b*).

Récemment, BOTOSANEANU (1971) a eu recours à cette classification des biotopes en fonction de leur répartition dans les massifs karstiques pour rendre compte de ses recherches sur la faune aquatique hypogée de Roumanie.

B. Terrains perméables en petit.

Les terrains *perméables en petit*, ou à perméabilité d'interstices, présentent un mode de circulation des eaux actuellement bien connu, ainsi qu'il apparaît dans les ouvrages de SCHOELLER (1962) et de CASTANY (1963).

1. MILIEU PHRÉATIQUE.

DAUBRÉE, en 1887 (p. 29), appelle *nappe phréatique* l'ensemble des eaux qui ont des alluvions pour aqui-

fère. Le biospéologue CHAPPUIS (1950, p. 10) précise : « Je nomme nappe phréatique l'eau qui circule dans les alluvions qui remplissent les vallées et qui accompagne les fleuves et rivières ». En 1959, ORGHIDAN introduit une distinction en proposant le terme de *biotope hyporhéique* pour le sous-écoulement des rivières et la nappe parafluviale située dans les berges, à proximité immédiate du cours épigé.

On doit les premières études biologiques concernant le milieu phréatique à VEJDOVSKY (1882) et à CHILTON (1894) ; DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960), MOTAS *et al.* (1962) ont donné un historique complet des recherches consacrées à la faune phréatique dans le monde. Encore que ce type de milieu soit clairement défini et bien connu sur le plan faunistique, il ne sera pas évoqué dans ce mémoire bien qu'il constitue un biotope remarquable pour les Cyclopidés hypogés (GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

2. NAPPES SUPERFICIELLES SUSPENDUES.

a. Milieu hypotelminorhéique.

Le milieu hypotelminorhéique se rattache, par la structure de son aquifère, aux milieux perméables en petit. Tel qu'il fut décrit par MESTROV (1962 *a*) son inventeur, le milieu hypotelminorhéique est le siège d'un écoulement de subsurface (14), hypodermique, dans des terrains résultant de l'altération superficielle des roches-mères parfois demeurées en place, mais souvent soumises à des déplacements limités.

Assimilé par ROUCH (1968 *a*) aux nappes éluviales de déversement, d'après la classification des nappes proposée par SCHOELLER (1962, p. 221), le biotope

hypotelminorhéique possède, dans de nombreux cas, une alimentation complexe. Toute étude le concernant doit nécessairement s'appuyer sur un cadre hydrogéologique strictement défini, comme il a fallu le faire pour les recherches écologiques consacrées aux massifs karstiques.

b. Nappes situées dans le cortex de désagrégation.

La partie supérieure de certaines roches-mères est généralement fissurée sur des épaisseurs de plus ou moins grande importance. Cette zone fissurée constitue un aquifère à perméabilité d'interstices ; on l'observe aussi bien dans des roches cristallines que dans des roches éruptives, calcaires ou schisteuses. Le biotope réalisé à ce niveau du cortex de désagrégation présente une originalité incontestable et ne doit pas être confondu, comme nous le verrons, avec les écoulements de subsurface.

C. Conclusions.

Les biotopes souterrains susceptibles d'être peuplés par les espèces aquatiques hypogées apparaissent donc complexes, tant du fait de la nature du terrain support que du mode de circulation de l'eau. Cependant, on ne saurait reconnaître entre eux de limites rigides : « Les grottes ne sont que des fentes agrandies dans lesquelles aboutissent une multitude de fissures qui les relient avec l'habitat des fentes proprement dit. D'autre part, les fissures sont en communication avec la nappe phréatique des vallées grâce à l'eau qui les parcourt » (CHAPPUIS, 1950, p. 10).

II. STATIONS ÉTUDIÉES : PRÉSENTATION D'ENSEMBLE.

A. Massif karstique de Sourroque.

1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE.

Le massif de Sourroque se situe sur le versant nord des Pyrénées centrales, au sud de Saint-Girons, département de l'Ariège (I. G. N., carte de la France au 50 000^e, Saint-Girons), dans le bassin hydrographique de la Garonne.

Ce massif présente, schématiquement, la forme d'un quadrilatère (fig. 33) ; ses limites en sont :

- au nord-ouest, entre Saint-Girons et Moulis, la vallée du Lez ;
- au sud-ouest, entre Moulis et Alos, la vallée du ruisseau de Sour ;
- au sud-est, entre Alos et Lacourt, la vallée de la rivière d'Alos ;
- au nord-est, entre Lacourt et Saint-Girons, la vallée du Salat.

2. GÉOLOGIE.

Le massif de Sourroque fait partie de la couverture secondaire du massif cristallin de Castillon, dans la zone nord-pyrénéenne. Il s'agit d'un synclinal ren-

(14) J'utiliserai dans toute cette étude les termes hydrogéologiques tels qu'ils ont été redéfinis récemment par MARGAT (1972).

versé, en direction SW-NE ; il est situé entre les massifs cristallins de Lacourt à l'est, et de Castillon à l'ouest.

Les dolomies du Jurassique moyen (Bajocien-Bathonien), ainsi que les calcaires urgo-aptiens, forment les puissantes falaises de la montagne de Sour-

roque les formations cénomaniennes sont bien développées (15).

Le massif de Sourroque est fortement karstifié ; de nombreuses cavités sont situées sur le flanc normal du synclinal ainsi que dans les dolomies et les calcaires urgoniens du flanc inverse. Elles constituent

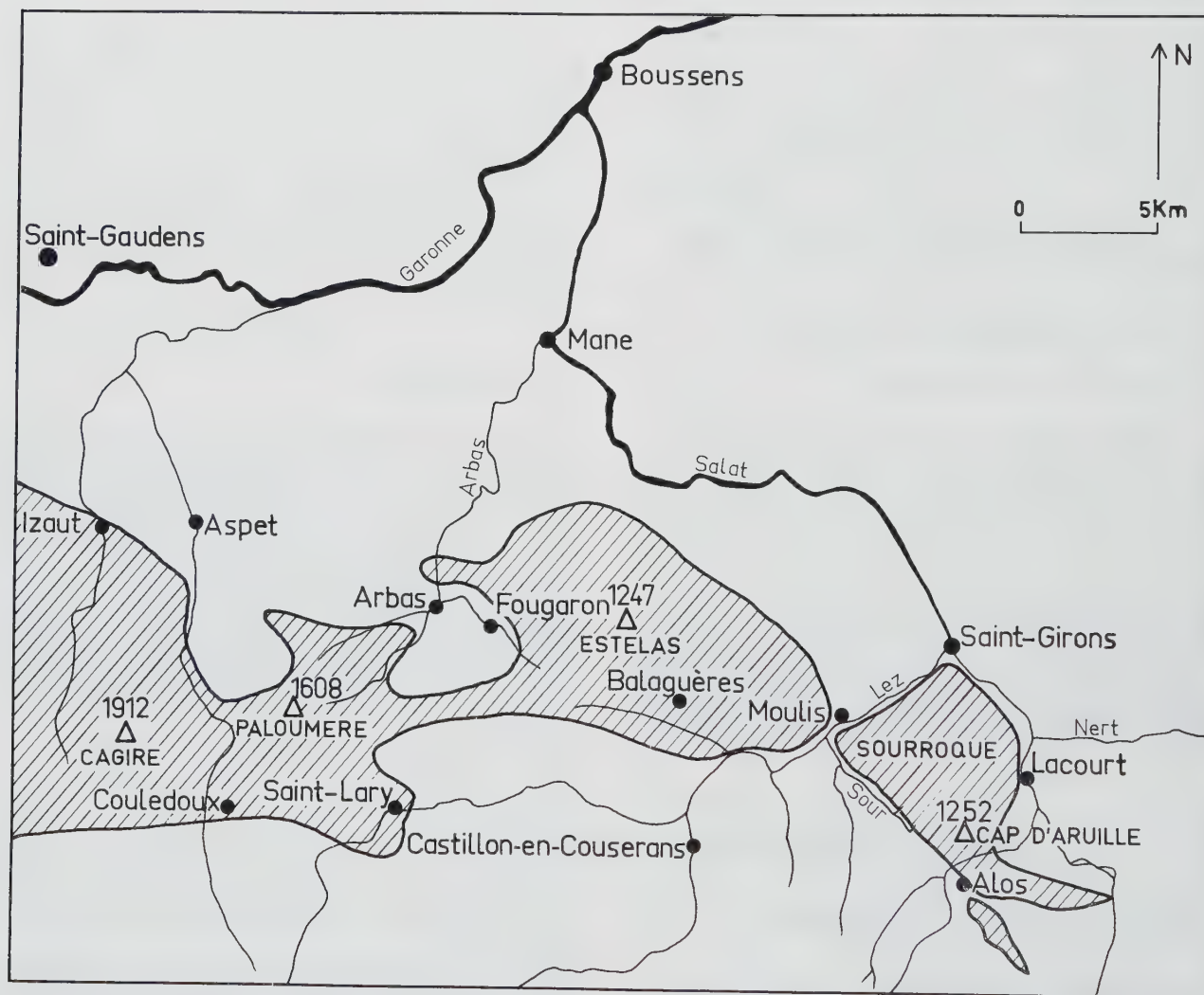


FIG. 33. — Situation d'ensemble des massifs de Sourroque et d'Arbas dans le bassin hydrographique de la Garonne. En hachuré, les terrains karstifiés.

roque qui culminent à 1252 m au Cap d'Aruille. Le flanc normal du synclinal se développe vers l'est en un vaste plateau dont l'altitude moyenne est comprise entre 600 et 800 m. Les marnes et les argiles bigarrées du Trias sont plus ou moins directement en contact avec les granites et les gneiss. Sur la bordure sud-ouest du massif, la brèche de base du Céno-

manien des regards sur les différents réseaux qui se développent au sein du massif.

(15) L'étude géologique du massif de Sourroque est due à Monsieur le professeur Bernard GÈZE ; elle a été poursuivie en 1955-1956, les relevés sont déposés au Laboratoire souterrain du C.N.R.S., à Moulis.

3. HYDROGRAPHIE, LOCALISATION DES STATIONS ÉTUDIÉES (fig. 34).

Plusieurs systèmes karstiques drainent les eaux du massif de Sourroque en direction des vallées du ruisseau de Sour, du Lez, du Salat et de la rivière d'Alos. Je citerai ici les principaux d'entre eux, classés en fonction des vallées dans lesquelles leurs eaux se déversent.

a. Vallée du ruisseau de Sour.

Le ruisseau de Sour (affluent de rive droite du Lez) est grossi en rive gauche par le ruisseau de Remilasse qui collecte les eaux d'une partie du massif cristallin de Castillon ; outre les eaux du système karstique de la fontaine de La Bièle, il reçoit en rive droite, de l'amont vers l'aval, les eaux de la source du col de la Marte, des sources temporaires de Cam-

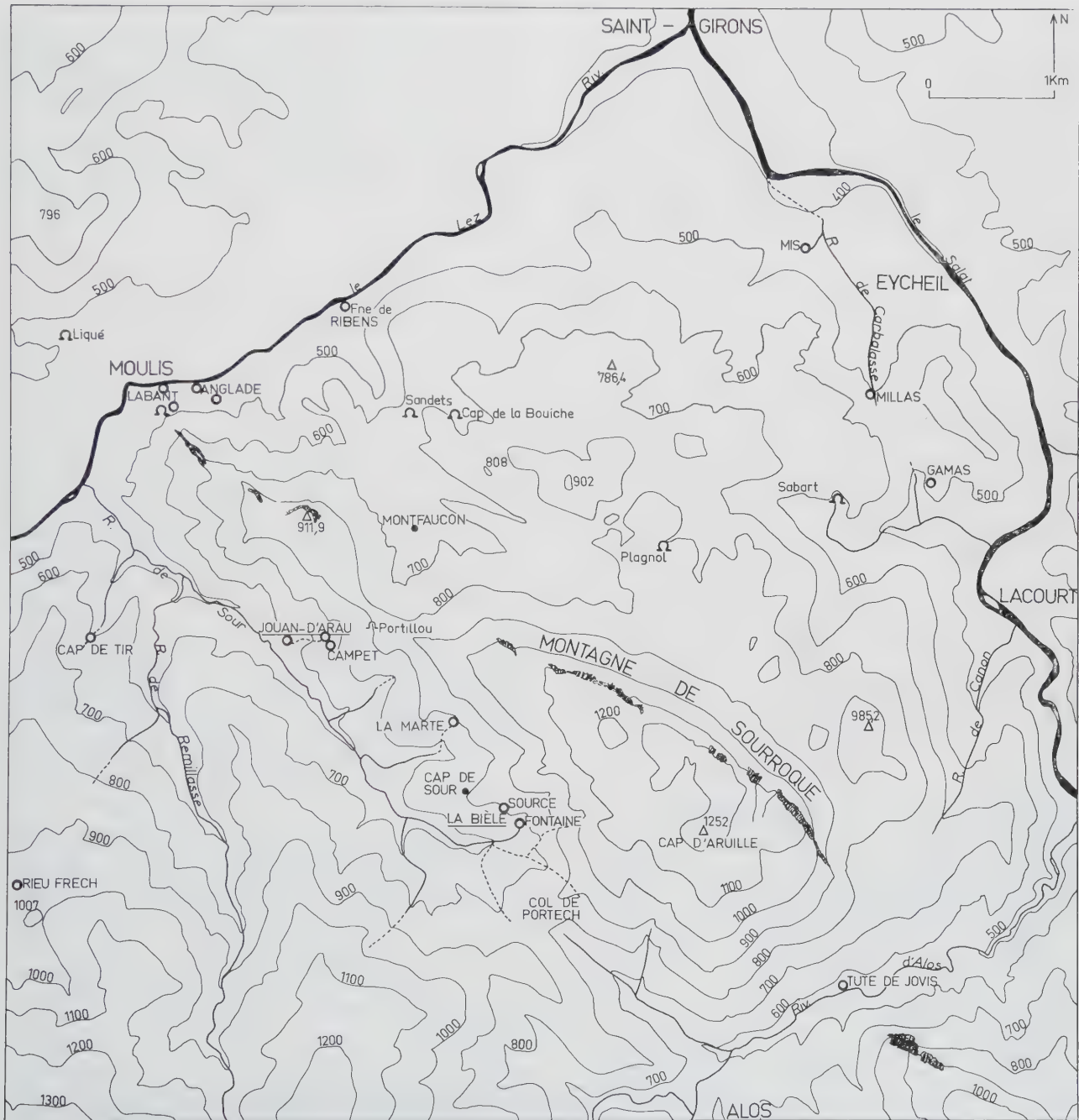


FIG. 34. — Massif de Sourroque : réseau hydrographique, exutoires (O) et principales cavités (Ω).

pet, de la source de Jouan-d'Arau enfin. Ces exutoires feront, pour certains, l'objet de notre étude.

b. Vallée du Lez.

Deux systèmes karstiques principaux ont leurs exutoires dans la vallée du Lez, sur le territoire de la commune de Moulis :

1° Exploré par CARRÈRE (1954) d'une part, et par le groupe spéléologique des Flandres d'autre part (D'HULST, 1969), le système karstique de Moulis se développe dans la montagne de Sourroque. Le cheminement de ses eaux est connu depuis la grotte du Portillou jusqu'au niveau de la vallée, à Moulis ; une coloration a indiqué que ce système possède deux exutoires, la source de Labant et la source d'Anglade (CARRÈRE, 1954). Un puits creusé en amont de la source de Labant permet d'accéder aisément au drai-

nage souterrain ; j'ai effectué en cet endroit une série de filtrages.

2° Le système karstique du Sauvajou a pour exutoire la fontaine de Ribens à Aubert ainsi que l'a prouvé une coloration effectuée par BOU (1968 a) dans le gouffre du Sauvajou. De nombreuses et vastes cavités sont autant de points d'accès à cet important système.

c. Vallée de la rivière d'Alos.

La résurgence karstique de la Tute de Jovis draine, en direction de la rivière d'Alos, les eaux de la bande sud de calcaires urgoniens (orientée nord-ouest sud-est) du massif de Sourroque.

Affluent de rive gauche du Salat, la rivière d'Alos recoupe, en aval d'Alos, la série carbonatée secondaire, puis les terrains cristallins du massif de Lacourt.

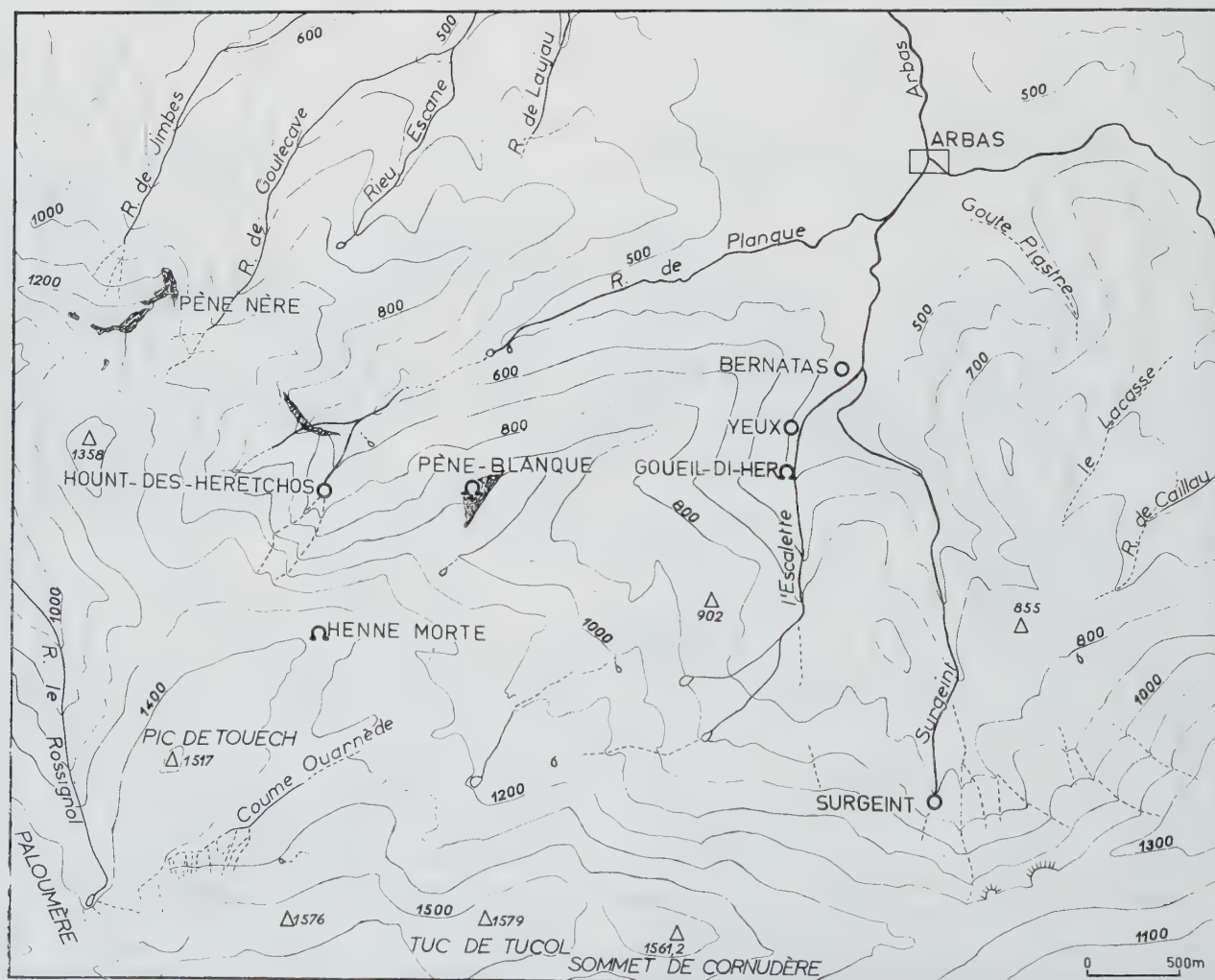


FIG. 35. — Massif d'Arbas : réseau hydrographique, exutoires (O) et principales cavités (Ω).

d. Vallée du Salat.

La source de Millas, alimentée par les eaux d'une nappe superficielle suspendue, donne naissance au ruisseau de Carbalasse, affluent de rive gauche du Salat.

4. RECHERCHES ANTÉRIEURES FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES.

La faune des sources du massif de Sourroque a fait l'objet de quelques études dont les principales sont celles de MESTROV (1962 *a*), de CALIMAN (1967), de ROUCH (1968 *a*), de DELAY (1968) et de LESCHER-MOUTOUÉ (1968 *d*). MAGNIEZ (1967, 1968 *a*) signale la présence de *Stenasellus virei* en de nombreuses stations de cette région. Enfin, la faune des nappes phréatiques et hyporhéiques du Salat et du Lez a été inventoriée par BOU et ROUCH (*in litt.*) et par GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ (1968).

B. Massif karstique d'Arbas.

1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE ; HYDROGRAPHIE DU MASSIF.

Le massif d'Arbas est situé sur le versant nord des Pyrénées centrales, département de la Haute-Garonne (I. G. N., carte de la France au 50 000^e, Aspet), dans le bassin hydrographique de la Garonne (fig. 33). Il fait partie d'un grand ensemble karstique comprenant les massifs de l'Estelas-Balaguères (à l'est), de Couledoux-Saint-Lary (au sud), et du Cagire (à l'ouest).

A la base du massif d'Arbas, différents exutoires évacuent les eaux qui circulent à l'intérieur de cette montagne. Vers le nord, les eaux se répartissent entre deux principaux systèmes ; les systèmes du Surgeint et du Goueil-di-Her (16). Le système du lac Bleu draine les eaux vers le sud (fig. 35).

(16) De récentes colorations par la fluorescéine, effectuées par M. Gérard PROPOS, ont montré que le système de la Hount-des-Heretchos est en relation avec celui du Goueil-di-Her ; il n'y a donc plus lieu, à l'heure actuelle, de considérer ces deux systèmes comme indépendants l'un de l'autre.

Le système karstique du Goueil-di-Her se prêtait à une étude particulière. En effet, le drain situé à la base de ce système est accessible durant de longues périodes de l'année et permet, en conséquence, une étude directe des populations réalisée à ce niveau. Ainsi pouvons-nous mieux comprendre la signification des filtrages effectués au niveau des exutoires pérennes (« Bernatas » et « Yeux »).

2. TRAVAUX ÉCOLOGIQUES ANTÉRIEURS.

La faune aquatique de ce massif n'avait fait l'objet d'aucune recherche intensive jusqu'en 1970. A cette date, LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT publient l'étude du peuplement des eaux souterraines du système karstique du Goueil-di-Her. Utilisant ces données, ROUCH (1971) définit les conditions d'existence des Copépodes Harpacticides dans cette zone ; il confirme les résultats préliminaires obtenus pour les Cyclopidés (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970 *b*).

2. TRAVAUX ÉCOLOGIQUES ANTÉRIEURS.

Le système du Baget qui appartient au massif karstique de l'Estelas-Balaguères (fig. 33), fait l'objet d'études intensives d'ordre thermique (ANDRIEUX, 1972), hydrogéologique (MANGIN, 1970) et biospéologique (ROUCH, 1968 *a*, 1970, 1972). Dans ce mémoire, j'analyserai quelques prélèvements obtenus par filtrage de l'exutoire principal, « Las Hountas ».

Il est intéressant de signaler que les massifs karstiques d'Arbas et de l'Estelas-Balaguères sont contigus, séparés respectivement par la limite supérieure entre les systèmes du Surgeint et du Baget qui passe au niveau du col de la Croix de Guéret (fig. 35) (MANGIN, 1970) ; le massif de Sourroque se raccorde, après la traversée de la vallée du Lez, à la limite sud-est du massif de l'Estelas-Balaguères.

Cette étude écologique apportera donc des données sur le peuplement d'un vaste ensemble karstique auquel se rattachent différents milieux interstitiels, les uns en relation avec les nappes alluviales, les autres avec des nappes superficielles suspendues.

CHAPITRE XI.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS DES NAPPES SUPERFICIELLES SUSPENDUES.

I. GÉNÉRALITÉS.

Si les nappes alluviales et le domaine hyporhéique qui leur est associé ont fait l'objet, depuis plusieurs décennies, de nombreuses investigations tant sur le plan faunistique qu'écologique, il n'en est pas de même pour les nappes superficielles suspendues. C'est pourquoi ce chapitre sera plus particulièrement consacré à ce dernier type d'aquifère, dans lequel il convient d'inclure le biotope hypotelminorhéique de même que les nappes qui se développent dans le cortex de désagrégation.

A. Milieu hypotelminorhéique.

Avant d'examiner les résultats faunistiques relatifs à ce biotope, il paraît nécessaire d'en préciser la définition donnée par MESTROV, en remplaçant ce milieu dans un cadre plus général reposant sur des informations d'ordre hydrogéologique.

Selon MESTROV (1962 *a*, p. 2677) « Le biotope hypotelminorhéique se rencontre sur les collines ou les montagnes, dans les forêts ou dans les prairies, à faible profondeur, dans des terrains (argiles, limons, etc...) renfermant un système de canalicules parcourus par une eau à courant lent. Ce milieu est occupé par un chevelu de racines de plantes ; il est riche en matières organiques. C'est ce double caractère, d'être parcouru par des filets d'eau courante, et d'être très

riche en matières organiques, qui caractérise essentiellement le milieu hypotelminorhéique. Il présente plusieurs niveaux, feuilles mortes, argile, limon. Dans certains cas, un ou plusieurs niveaux font défaut ; l'argile ou le limon sont alors en surface. L'eau de pluie ou de neige pénètre dans la partie superficielle du sol, s'écoule à travers les fentes rocheuses, et parvient dans les grottes, si les terrains susjacentes sont perméables ».

Le premier cas cité en exemple par cet auteur est relatif à la grotte du Plagnol de la Plagne (Ariège) (1962 *b*, p. 85) : « L'eau qui s'écoule dans cette grotte, située à la limite calcaires-marnes, provient de la couche du sol argileuse et limoneuse déposée au-dessus des marnes imperméables qui forment la colline située au N-NW de la grotte ». Le second exemple est ainsi décrit : « Nous avons retrouvé un biotope identique sur l'anticlinal de Moulis. La base orientale de ce dernier est schisteuse et elle est recouverte d'un sol argileux, limoneux ou alluvionnaire. En période de pluies, l'eau s'écoule dans ce sol sur une grande surface, en période de sécheresse il est encore possible de trouver de l'eau qui circule dans cette couche en creusant des trous de 15 à 20 cm de profondeur » (1962 *b*, p. 86).

Ainsi, la définition et les exemples fournis par MESTROV indiquent que le biotope hypotelminorhéique est localisé dans les couches superficielles du sol et sus-jacent au substratum rocheux.

Compte tenu de la lithologie dans les stations citées par cet auteur, l'eau qui circule à ces niveaux s'apparente beaucoup plus à un ruissellement hypodermique qu'à une véritable nappe. Toutefois, dans certains cas particuliers, notamment les arènes granitiques où le manteau de démantèlement est très important, des nappes éluviales peuvent exister.

Ce type d'aquifère est constitué par le régolite (« débris empruntés à la roche sous-jacente plus ou moins fragmentée et désagrégée » : TERMIER, 1960, p. 177), sorte de revêtement résultant de la fragmentation des masses rocheuses sous l'action de l'altération superficielle, celle-ci étant favorisée par la prédivi- sion naturelle des roches ; ces fragments se

déplacent sous l'action de leur propre poids le long des pentes, formant ainsi les éluvions (et non « alluvions » : MESTROV, 1962 *b* et CHODOROWSKI, 1962).

A la faveur du modelé topographique, ce ruisselle- ment hypodermique peut réapparaître en surface donnant naissance à des sources ponctuelles ou à des écoulements diffus ; dans ce dernier cas, des son- dages Karaman-Chappuis, tels qu'ils ont été utilisés par MESTROV, permettent de recueillir la faune vivant dans le biotope hypotelminorhéique.

Au niveau du régolite est donc réalisé un milieu interstitiel superficiel qui, en fonction de la litholo- gie, peut présenter ou non des réserves. Les points

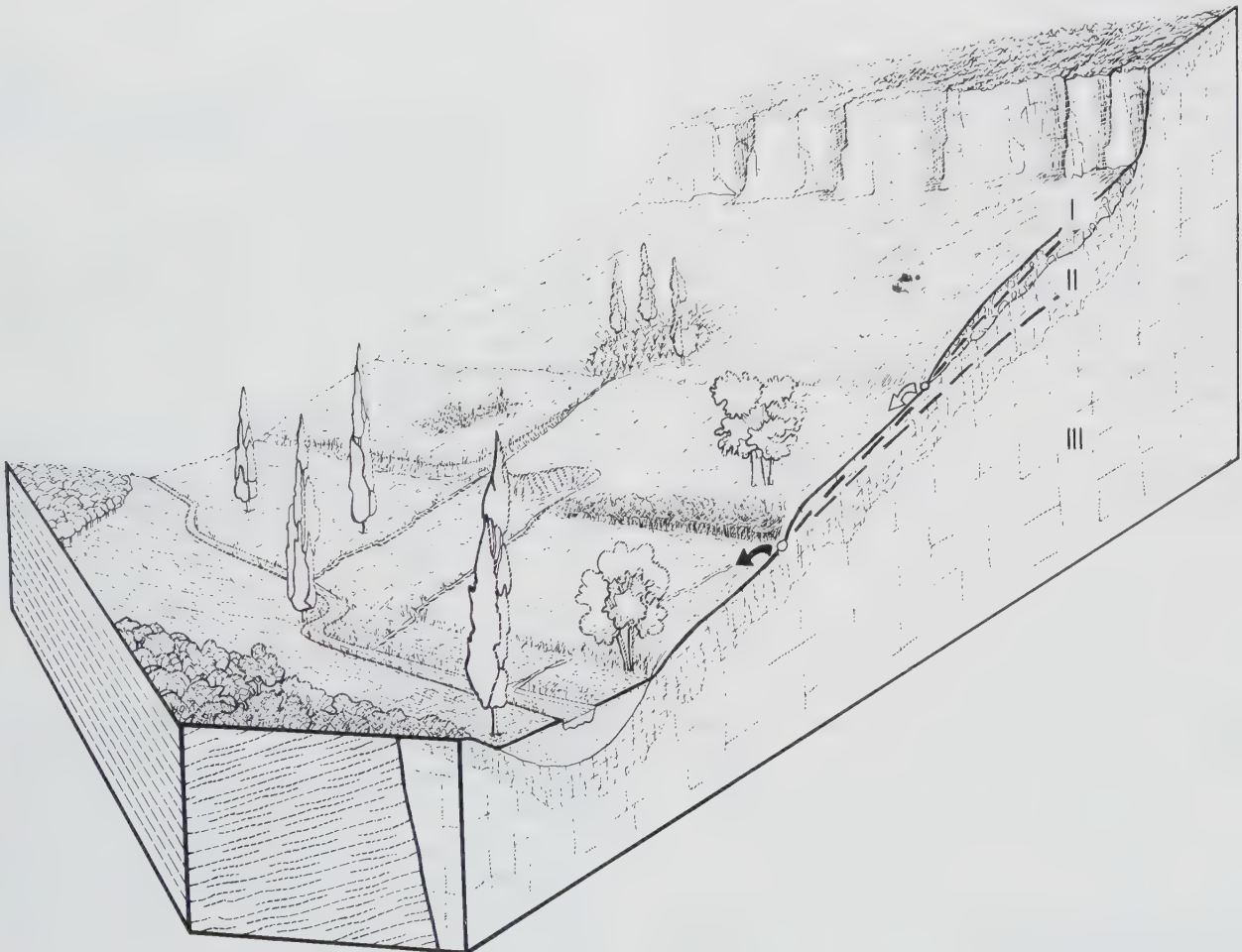


FIG. 36. — Bloc-diagramme schématisant les positions respectives occupées par le régolite (milieu hypotelmi- norhéique) et le cortex de désagrégation.

I : régolite.

II : cortex de désagrégation.

III : roche saine.

Flèche blanche : source temporaire dans le régolite.

Flèche noire : source pérenne alimentée par une nappe située dans le cortex de désagrégation.

Les tirets indiquent le niveau piézométrique.

(Dessin de R. ROUCH).

d'émergence sont sujets à des périodes d'assèchement plus ou moins complet ; lorsque le ruissellement hypodermique cesse, certaines parties du régolite peuvent rester humides, ce qui permet à la faune de subsister.

B. Cortex de désagrégation.

Le cortex de désagrégation correspond à la partie superficielle des roches, fissurée et fragmentée sur place par action mécanique, mais non encore altérée ou remaniée. Sa formation représente la phase qui précède la formation du régolite. Dans le cas des roches dures, apparaît à ce niveau une zone décomprimée et fracturée, caractérisée par un ensemble de vides communiquant les uns avec les autres. Si ces roches dures sont peu perméables, une nappe peut prendre naissance dans le cortex de désagrégation, nappe d'autant plus conséquente que la zone fracturée est plus importante.

Des aquifères de ce type ont été signalés dans les migmatites, les gneiss, les micaschistes, les quartzites, les pélites argilo-gréseuses et les grès indurés, ainsi que dans les calcaires. Dans les Pyrénées centrales, les terrains siluriens, les formations appartenant au Carbonifère, à l'Albien et au Cénomaniens présentent de telles nappes.

Dans le cas des gneiss et des migmatites, il peut parfois se constituer des nappes captives, le régolite situé au-dessus étant imperméable par suite de l'altération des feldspaths.

Bien que superficielles, les nappes du cortex de désagrégation offrent suffisamment de réserves pour être captées par l'homme à des fins utilitaires. Elles doivent être distinguées des écoulements situés dans le régolite qui sont plus superficiels et n'offrent que peu de réserves.

En résumé, l'aquifère du cortex de désagrégation, en raison des vitesses de circulation relativement lentes qui s'y établissent, peut être rangé dans les terrains perméables en petit ; les sources y sont pérennes, les eaux météoriques formant là d'importantes réserves. De nettes analogies existent avec l'aquifère épikarstique (MANGIN, *in litt.*), cas particulier d'un cortex de désagrégation développé dans des calcaires karstifiés.

C. Conclusions.

Sur le bloc-diagramme de la figure 36 sont représentées schématiquement les positions respectives occupées par le milieu hypotelminorhéique et par le cortex de désagrégation.

Très superficiel et ne possédant que de faibles réserves, le milieu hypotelminorhéique apparaît donc comme un biotope beaucoup plus précaire que le cortex de désagrégation qui, au contraire, offre les caractéristiques d'un aquifère stable en raison de l'importance des réserves.

Dans tous les cas, des sources pérennes se rencontrent à la base des nappes du cortex de désagrégation ; seules celles qui correspondent à des sources de trop-plein peuvent, parfois, présenter un régime temporaire.

II. LA NAPPE DE JOUAN-D'ARAU.

Hameau de Jouan-d'Arau, commune de Moulis, Ariège.

I. G. N., carte de la France au 20 000^e, Saint-Girons n° 1 : x = 499,15 ; y = 72,1 ; z = 550.

A. Observations géologiques, hydrogéologiques et physico-chimiques.

1. GÉOLOGIE ET HYDROGÉOLOGIE.

La nappe de Jouan-d'Arau est située sur le flanc ouest du synclinal de Sourroque. Son aquifère est constitué par la partie supérieure fissurée des schistes cénomaniens recoupés par des passées de grès et des

microbrèches à constituants granito-gneissiques ; la nappe se développe également dans les éluvions d'importance restreinte qui tapissent le fond d'un thalweg.

En outre, elle est alimentée *pro parte* par des venues d'eau des bancs calcaires placés dans la brèche de base du Cénomaniens.

a. L'exutoire.

Il se présente sous la forme d'une source pérenne surmontée de plusieurs griffons diffus, à régime temporaire, qui fonctionnent comme exutoires de trop-pleins. L'un d'entre eux, localisé près de la source principale peut, en période de crues, fournir des débits assez forts. La source pérenne jaillit au niveau

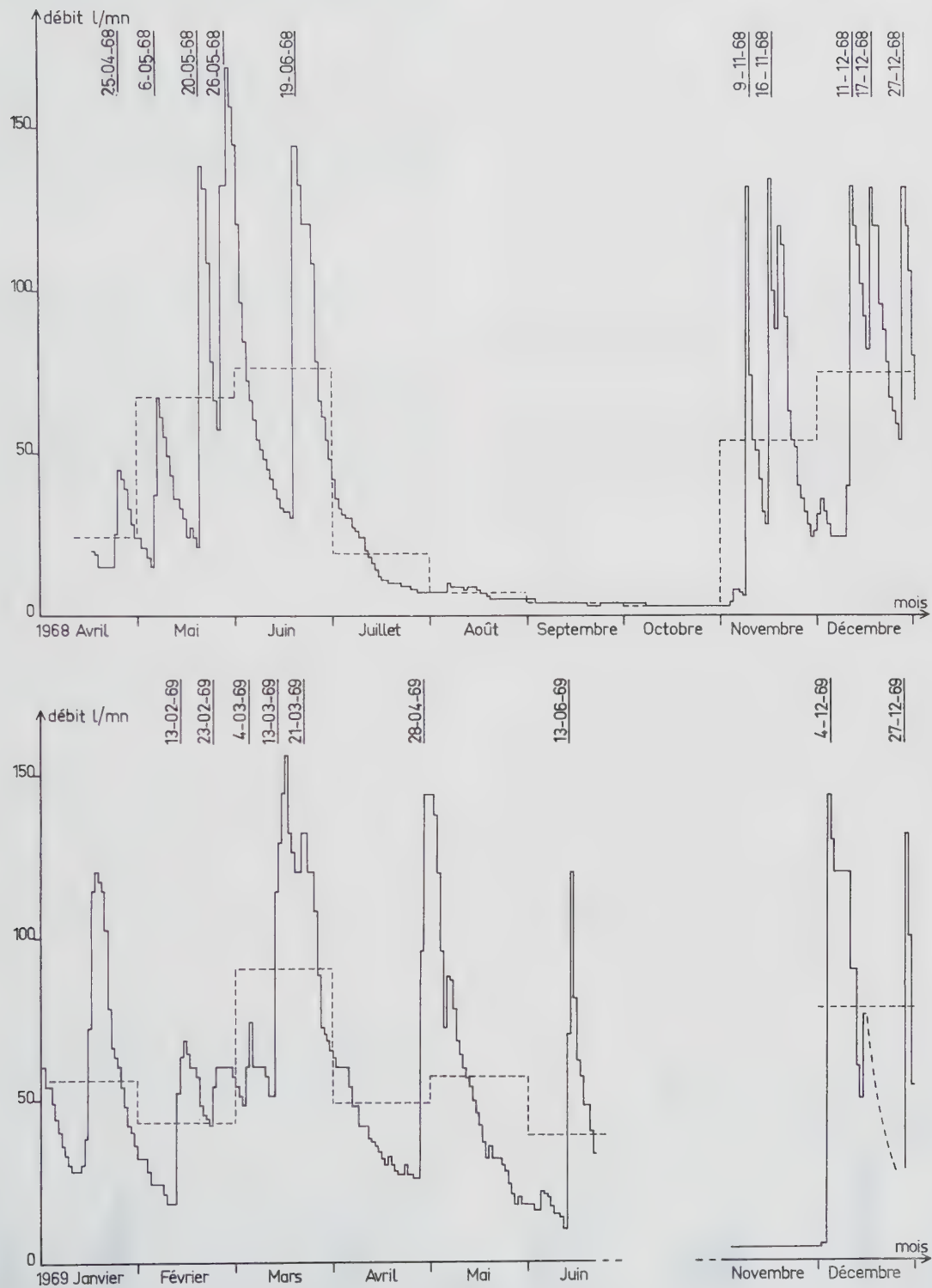


FIG. 37. — Source de Jouan-d'Arau : valeur des débits (l/mn) et pluviométrie (mm/24 h).
 En tirets, valeurs moyennes des débits.
 Les périodes de crue sont indiquées par un trait daté.

d'une cavité à fond cimenté de 80 cm de profondeur et de 60 cm de diamètre. Un tube muni d'une crépine amène l'eau dans un abreuvoir construit un peu en contrebas de la cavité, à 10 mètres de distance environ.

b. Etude des débits.

A l'aide d'un récipient gradué en litres et d'un chronomètre, des mesures de débits ont été effectuées quotidiennement au niveau de la source pérenne et du trop-plein le plus important. Ces valeurs de débit, exprimées en litres par minute (l/mn) sont indiquées sur la figure 37 (338 mesures) ; elle concerne les périodes s'étendant du 17 avril 1968 au 21 juin 1969 d'une part, et du 4 novembre au 31 décembre 1969 d'autre part.

Les débits ont présenté une valeur minimale de 3 l/mn en automne 1968 ; au moment des fortes précipitations hivernales et printanières, ils ont atteint

et même dépassé fréquemment la valeur de 120 l/mn ; le débit maximal observé le 29 mai 1968 s'élevait à 168 l/mn.

Sur la figure 37 sont également indiquées les valeurs moyennes mensuelles des débits ; pour la période d'observations considérée, la moyenne des débits s'établit à 44,5 l/mn avec des valeurs moyennes d'étiage de 3 l/mn et des valeurs moyennes en périodes pluvieuses de 90 l/mn.

c. Cycle hydrologique annuel.

L'évolution des débits au cours de la période étudiée permet de constater qu'il existe un cycle annuel.

Ce cycle peut se subdiviser en deux périodes, l'une d'une durée de sept à huit mois où l'on assiste à une succession de crues, époque pendant laquelle les débits sont toujours relativement élevés, l'autre d'environ quatre à cinq mois, avec de faibles débits, qui correspond à l'étiage. En règle générale, l'étiage sem-

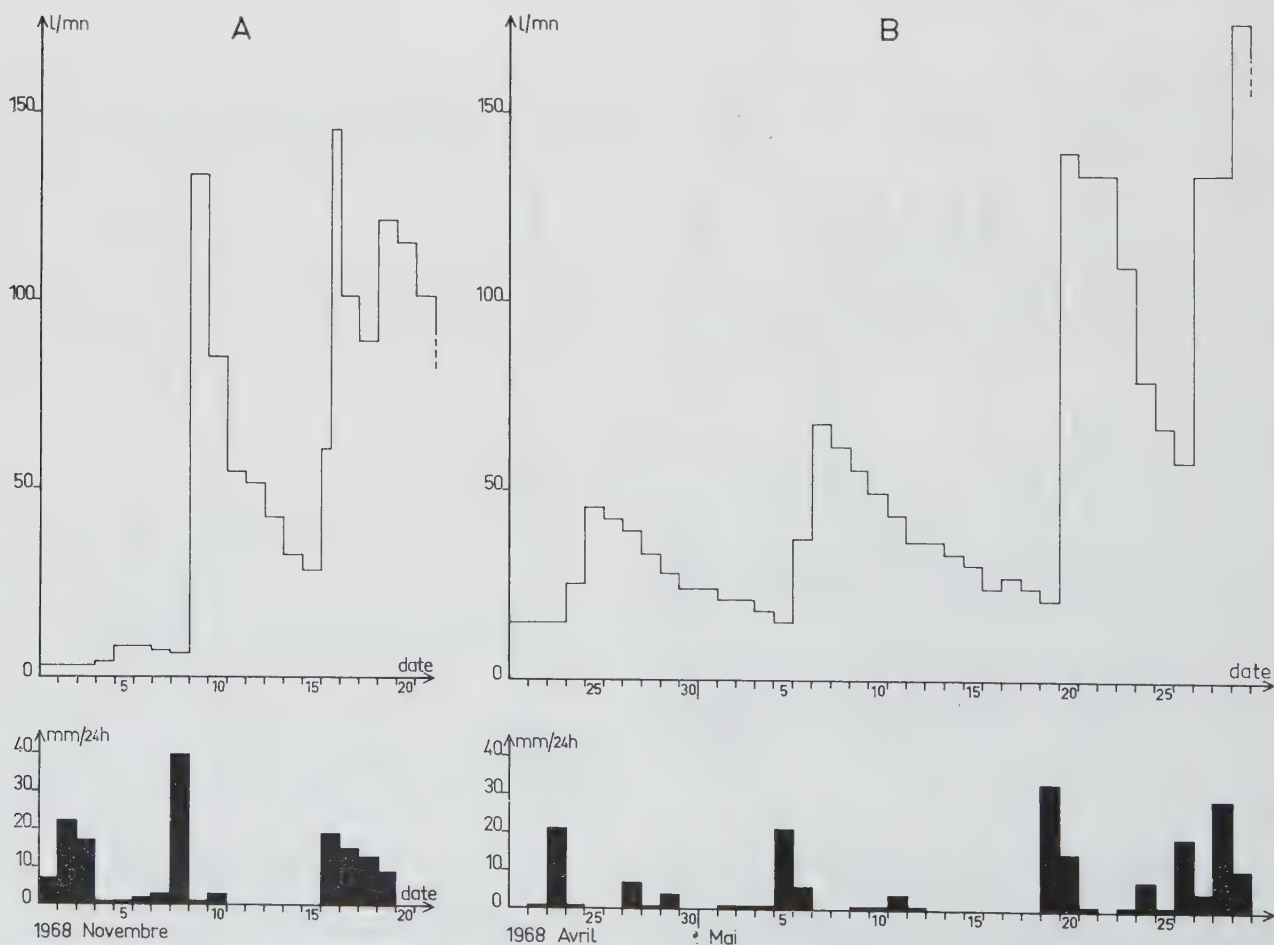


FIG. 38. — Source de Jouan-d'Arau : étude des débits. Variation des débits (l/mn) en relation avec la pluviométrie (mm/24 h). A : novembre 1968 ; B : avril et mai 1968.

ble commencer au mois de juillet et se terminer vers la fin de novembre.

d. Modalités des réponses de la source aux précipitations.

L'étude, au cours de deux périodes de crues, des débits d'une part et du temps de réponse de la source aux précipitations d'autre part, permet de dégager quelques caractéristiques de la nappe qui alimente Jouan-d'Arau.

1) Crues faisant suite à l'étiage estival.

Trois périodes pluvieuses se sont succédé du 1 au 20 novembre 1968 (fig. 38).

Les fortes précipitations du 1 au 3 novembre (6,7 mm, 22 mm, 17,8 mm respectivement) ne provoquent qu'une légère augmentation du débit de la source principale (2 l/mn le 3 novembre à 8 l/mn le 4 novembre). Le 9 novembre, à la suite des précipitations de la veille (39,5 mm) le débit s'accroît jusqu'à la valeur de 132 l/mn. Le 16 novembre (pour une précipitation de 16 mm) s'amorce une nouvelle crue au cours de laquelle les débits de la source atteignent une valeur de 144 l/mn.

Trois points méritent d'être soulignés :

— Les grosses pluies du début du mois de novembre n'ont provoqué aucune réponse au niveau de la source.

— La première crue intervient vingt-quatre heures après le début de la seconde période pluvieuse. Lors de la crue du 16 novembre, le laps de temps requis pour que la source atteigne son débit maximal est de douze heures environ (début de la pluie à 3 h 30, débit maximal à 15 h).

— Bien qu'elle ait été provoquée par des précipitations plus faibles, l'amplitude de la seconde crue est supérieure à celle de la première.

2) Crues du printemps.

Du 23 avril au 23 mai 1968 (fig. 38), quatre périodes de pluies se succèdent qui interrompent l'étiage hivernal au cours duquel le débit de la source a été voisin de 25 l/mn.

La pluie du 23 avril (22,2 mm) déclenche, dès le lendemain, une crue qui passe à son maximum (45 l/mn) le 25 avril. Le 5 mai, de nouvelles précipitations d'ampleur voisine (21 mm) provoquent une hausse des débits qui atteignent 37 l/mn le 6 mai, puis 67 l/mn le 7 mai. Les précipitations du 19 mai (33,6 mm) et du 20 mai (15,3 mm) se traduisent par une crue dont le débit, après avoir été de 138 l/mn le 20 mai, demeure pendant quatre jours supérieur à 100 l/mn. Enfin, une quatrième série de précipita-

tions (19,3 mm le 26 mai et 29,3 mm le 28 mai) fait passer le débit par un maximum de 168 l/mn le 29 mai.

On constate que, dans le cas de crues répétées ayant pour origine des précipitations sensiblement équivalentes, l'amplitude des dernières crues est considérablement supérieure à celle des premières. Le temps de réponse est toujours voisin de vingt-quatre heures.

3) Conclusions.

Les exemples décrits montrent que le temps de réponse de la source de Jouan-d'Arau aux précipitations atmosphériques, de même que les valeurs de débit, dépend non seulement de l'importance des précipitations mais surtout, et essentiellement, de l'état antérieur de la nappe. En effet, on peut penser que, au cours de l'étiage estival, les réserves de la nappe de Jouan-d'Arau ne cessent de diminuer ; les premières pluies de l'automne contribuent donc à la réalimenter, comblant ainsi partiellement le déficit estival.

L'analyse des crues printanières montre qu'un phénomène identique apparaît, mais de façon moins prononcée, à la suite de l'étiage hivernal.

e. Estimation des réserves et étude d'un étiage.

Au cours de l'étiage, en régime non influencé, il est possible de déterminer la valeur des réserves à partir de l'analyse des variations des débits. En effet, dans ces conditions, la vidange de la nappe en fonction du

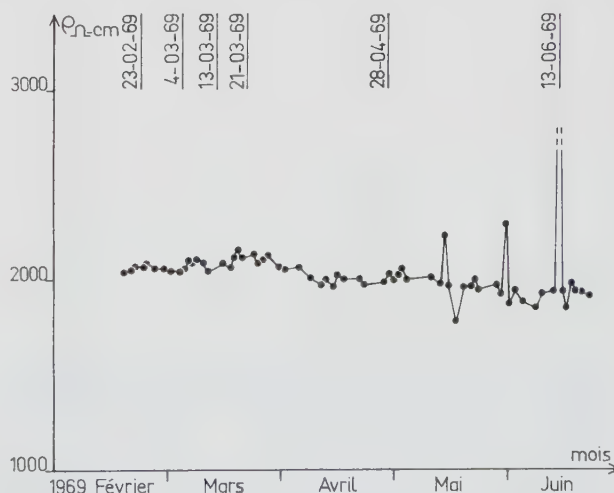


FIG. 39. — Source de Jouan-d'Arau : variation des valeurs prises par la résistivité entre le 18 février et le 21 juin 1969.

TABLEAU XX.

Caractéristiques physico-chimiques des eaux de la source de Jouan-d'Arau.

Date	t° C	pH	TAC° F	TH° F	THCa° F	SO ₄ ⁼⁼ mg/l	Cl ⁻ mg/l
1971							
10.VIII	13	7,5	29	28,5	23,5	19	12,5
17	13,4	7,2	30	34	25,5	20	15
24	13,5	7,1	30	33,5	25	22	12,5
31	13,4	7,1	30,5	31	26	20	7
7.IX	13,4	7,1	28,5	31,5	22,5	25	10
14		7,2	30,5	25	20	28	8,5
23		7,1	30	28,5	20,5	20	8
29	13,4	7,1	31	33	25	20	8,5
5.X	13,3	7,1	30	32	26	21	7,5
12	13,3	7,2	30,5	34	25	32	9
19	13,2	7,1	31	34,5	25,5	30	9
26	12,8	7,3	30,5	33	25,5	24	9
2.XI	13	7,3	31	32	26,5	27	9
9		7,2	30,5	32,5	25,5	28	9
16	12	7,3	32	34	26	27	8
23		7,35	30	32	25	26	7
30	10,65	7,3	27	29	24	24	9
7.XII		7,3	26,5	28	22	22	8
14		7,8	25,5	27	22	20	7
21	10,2	7,1	25	27	21,5	19	7
1972							
4.I	10	6,8	24	26	21	18	7
12	10	6,8	24	26,5	21	17	6
18		7,1	25	27	21,5	19	7
25	9,5	7	24	26	21	16	5
26	8,9	7	24	25,5	21	15	5
1.II	9	6,9	25	27	22	18	4
8	9,6		25	27	22,5	18	5
15	9,2	7,45	25	27	21,5	18	5
22	9,9	7,5	27	28	23,5	19	10
29	9,6	7,45	23,5	26	22	12	3,5
7.III	9,4	6,95	26	27	22,5	17	8
14	10		27,5	29	25	14	7
21	10,15	7,25	27,5	29	25	14	7
28	9,85	7,15					
4.IV	10	7,05	26	27	23	12	6
11	10,15	7,2	27,5	29	25	12	6
12	10,2	7,2	28	31	26	14	7
13	10,1	7,1	28	32	26	13	6
14	10,05	7,2	28	32	25,5	15	7
18	10,20	7,3	29,5	32	27	15	4
25			27	30	25	15	6
2.V	10,25	7,2	27	30,5	25,5	13	5
9	10,20	7,2	27	32	26	16	4
16		7,2	27	29,5	24,5	14	6
23	10,05	7,2	24	25,5	20	16	6
30	10,7	7,2	24	26,5	21	17	5
7.VI	10	7,1	25	27	21	15	4
13	10,6		25	27,5	21,5	16	7
20	10,85	7,2	28	30	26	16	5

Mesures effectuées par M. René ARMENGAUD.

temps suit une loi exponentielle (formule de Maillet : *in* CASTANY, 1968). La résolution de cette équation donne la valeur des réserves.

D'après la formule de Maillet :

$$Q_t = Q_0 e^{-\alpha(t-t_0)}$$

Graphiquement sont déterminés α et Q_0 :

$$\alpha = 0,019$$

$$Q_0 = 2,2 \cdot 10^{-4} \text{ m}^3/\text{s}$$

Le volume V des réserves est égal à :

$$V = \int_0^{\infty} Q dt = \frac{Q_0}{\alpha} = \frac{2,2 \cdot 10^{-4}}{0,019} \times 86\,400 \simeq 1000 \text{ m}^3.$$

Après 63 jours d'étiage, le volume vidangé est de :

$$V = \int_0^t Q dt = \frac{Q_0}{\alpha} (1 - e^{-\alpha t}) = 628 \text{ m}^3$$

soit près de 63 % du volume des réserves.

Ainsi remarque-t-on qu'en l'absence de toute précipitation durant deux mois, des réserves non négligeables subsistent dans cet aquifère qui constitue de ce fait un habitat propice pour la faune hypogée.

2. CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES.

a. Résultats des analyses physico-chimiques.

1) Etude de la résistivité (en Ω - cm à 20°C).

Du 19 février au 21 juin 1969, 106 mesures de la résistivité de l'eau de la source de Jouan-d'Arau ont été réalisées. L'intervalle de temps séparant deux prélèvements fut de quarante-huit heures au maximum (basses eaux) et de douze heures au minimum (hautes eaux).

On constate que, pendant la période étudiée, les valeurs absolues de la résistivité demeurent très constantes (fig. 39), avec de faibles variations pendant les crues (17).

Les valeurs absolues extrêmes de la résistivité, au cours de la période considérée, sont les suivantes :

- Valeur minimale : 1793 Ω - cm (16 mai 1969) ;
- Valeur maximale : 2291 Ω - cm (30 mai 1969).

Ainsi, l'amplitude des variations ne dépasse-t-elle pas 498 Ω -cm, pour une résistivité moyenne de 2027 Ω -cm. Ces données traduisent un taux global de minéralisation relativement fort.

(17) Le 13 juin 1969, la résistivité a atteint une valeur, extrêmement élevée, par rapport aux autres mesures, de 4146 Ω -cm à 15 h (à 9 h : $\rho = 1926 \Omega$ -cm). Ceci est dû au fait que, à la suite d'un orage, l'eau de ruissellement s'engouffrait directement dans le captage de la source. Cette valeur n'est donc pas prise en considération dans la suite de cette étude.

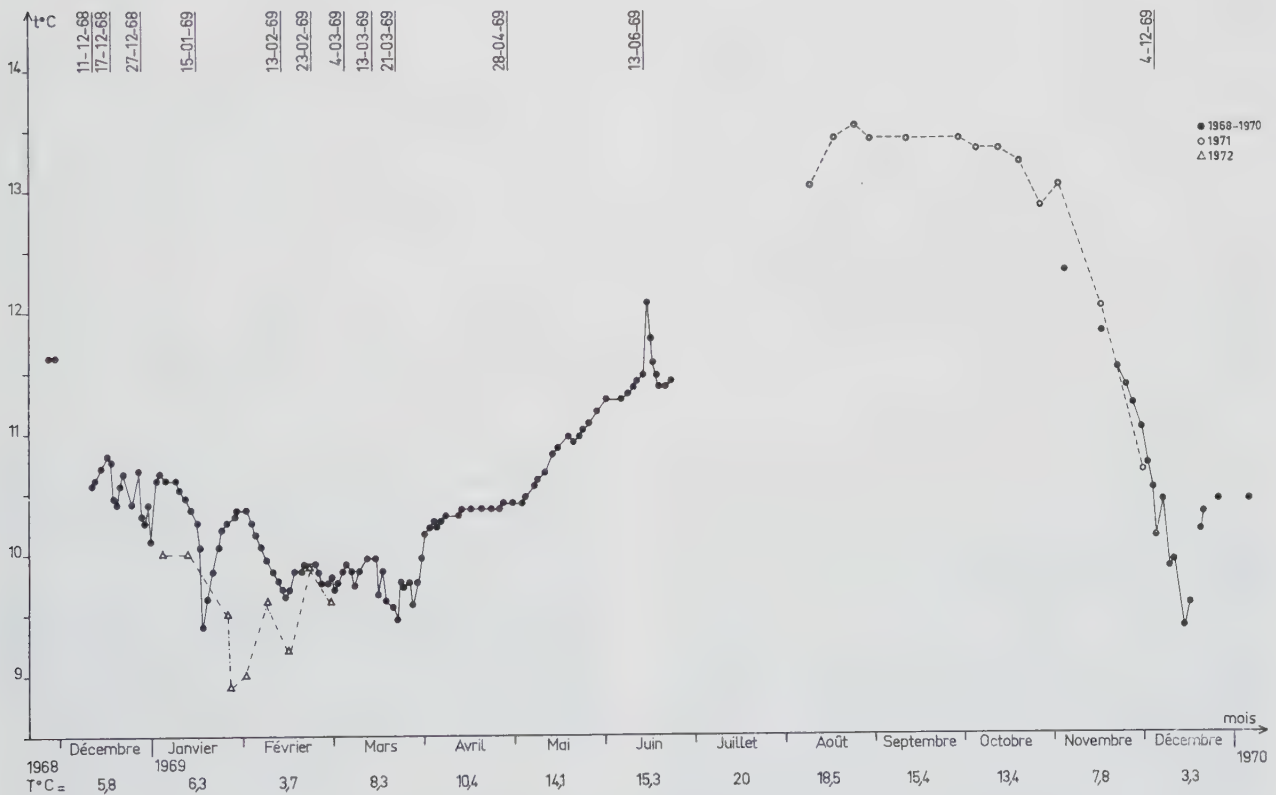


FIG. 40. — Source de Jouan-d'Arau : température de l'eau au niveau de l'exutoire, de novembre 1968 à décembre 1969.

Les valeurs reliées par un trait plein ont été prises à vingt-quatre ou quarante-huit heures d'intervalle ; les traits discontinus joignent des données relevées à des intervalles de temps supérieurs.

T : températures mensuelles moyennes locales.

Les périodes de crues sont indiquées par un trait daté.

2) Autres caractéristiques.

Les résultats des différentes mesures sont inscrits dans le tableau XX (août 1971 à juin 1972, avec une périodicité hebdomadaire).

Les valeurs absolues extrêmes s'établissent comme suit :

— pH	: maximum = 7,8 (14 décembre 1971)
	minimum = 6,8 (janvier 1972)
— TAC	: maximum = 32°F (16 novembre 1971)
	minimum = 24°F (janvier 1972)
— TH	: maximum = 34,5°F (19 octobre 1971)
	minimum = 25°F (14 septembre 1971)
— THCa	: maximum = 26,5°F (2 novembre 1971)
	minimum = 20°F (14 septembre 1971)
— SO ₄ ⁻⁻	: maximum = 32 mg/l (12 octobre 1971)
	minimum = 12 mg/l (avril 1971)
— Cl ⁻	: maximum = 15 mg/l (17 août 1971)
	minimum = 3,5 mg/l (29 février 1972).

3) Plusieurs remarques peuvent être dégagées de l'ensemble des caractéristiques physico-chimiques :

— La minéralisation élevée traduit des vitesses de circulations lentes qui permettent aux réactions chimiques de s'effectuer.

— Lors des crues, l'apport d'eau de pluie ne paraît pas faire baisser de façon notable la minéralisation. Il faut en conclure que, pendant ces périodes, les vitesses de circulation demeurent peu élevées, ce qui est un caractère des terrains perméables en petit.

— La teneur en chlorures, très forte en été, caractérise, selon SCHOELLER (1962), une intense évapotranspiration. Ceci implique d'une part que l'aquifère est superficiel, et confirme d'autre part que les vitesses de circulation sont faibles puisque l'évapotranspiration a le temps de se manifester.

b. Etude des températures.

Les relevés de température ont été réalisés à l'aide d'un thermomètre à mercure au 1/10°C, de décembre 1968 à juin 1969 d'une part, et de novembre 1969 à janvier 1970 d'autre part, avec une périodicité variable (un à trois jours). La température était mesurée en fin de matinée (entre 11 h et 12 h). 179 relevés ont permis d'établir le graphique de la figure 40 sur lequel sont également indiqués des contrôles hebdomadaires concernant les périodes d'août à novembre 1971, et de janvier et février 1972.

Les résultats peuvent être schématisés de la façon suivante :

— L'amplitude annuelle des températures atteint 4,6°C avec une température minimale de 8,9°C le 26 janvier 1972, et une température maximale de 13,5°C le 25 août 1971.

Cette amplitude annuelle des températures, relativement élevée, correspond à « des eaux qui circulent assez longtemps très près de la surface du sol et cela avec une faible vitesse » (SCHOELLER, 1962, p. 252).

— Les variations saisonnières de la température de l'eau sont en relation avec les variations saisonnières de la température extérieure dont j'ai indiqué, sur la figure 40, les moyennes mensuelles (T) ; il apparaît nettement que la chute automnale et hivernale des températures extérieures ($7,8^{\circ}\text{C} < T < 8,3^{\circ}\text{C}$) provoque un refroidissement rapide de la température de l'eau de Jouan-d'Arau, cependant que le radoucissement de la température du printemps ($T > 10^{\circ}\text{C}$) se traduit par un réchauffement progressif de l'eau.

Ainsi apparaît un cycle annuel des températures. Deux périodes peuvent être considérées ; la première correspond à l'étiage d'été et d'automne, la seconde aux crues d'hiver et de printemps.

— Outre les variations saisonnières de la température, on observe des variations journalières dont quelques exemples sont indiqués dans le tableau XXI.

TABLEAU XXI.

Variations journalières
de la température de l'eau ($\Delta t^{\circ}\text{C}$)
au niveau de la source de Jouan-d'Arau.

Heures	Dates: Mars 1969			
	18	19	20	21
9 h	9,60	9,60	9,55	9,45
17 h	9,80	9,65	9,90	9,80
$\Delta t^{\circ}\text{C}$	0,20	0,05	0,35	0,35

Le fait que les variations saisonnières de la température soient nettement sensibles indiquait déjà que l'aquifère de Jouan-d'Arau est situé dans la zone d'hétérothermie.

Lorsque l'on sait que les variations journalières de température sont, en règle générale, très vite absorbées (moins de 2 mètres, d'après SCHOELLER, 1962), il ne fait pas de doute que les écarts sensibles notés chaque jour traduisent la nature superficielle de l'aquifère de Jouan-d'Arau.

3. CONCLUSIONS.

Les différentes observations tant sur le plan hydrogéologique, géologique que physico-chimique effec-

tuées sur l'aquifère qui alimente la source de Jouan-d'Arau permettent de définir avec le maximum de vraisemblance les caractéristiques de ce type de milieu de vie des formes hypogées, qui, à l'heure actuelle, n'avait fait l'objet que d'observations éparses :

— L'étude des débits de la source de Jouan-d'Arau a permis d'estimer à 1000 m³ le volume des réserves au début de l'étiage estival ; deux mois plus tard, 63 % des réserves seulement ont été vidangées ce qui implique la pérennité du milieu.

— Les mesures de résistivité montrent que la minéralisation de l'eau est relativement forte, ce qui traduit des vitesses de circulation lentes. Cette observation est confirmée par le fait que, même lors des crues, la minéralisation varie peu. Il est donc incontestable que l'aquifère de Jouan-d'Arau peut être assimilé à un terrain perméable en petit.

— La forte teneur en chlorures des eaux vérifie cette donnée et traduit, en outre, la nature superficielle de l'aquifère qui est le siège d'une intense évapotranspiration.

— Les variations de température de l'eau, tant saisonnières que journalières, confirment ce dernier point et prouvent que l'aquifère de Jouan-d'Arau est situé dans la zone d'hétérothermie.

Au total, la perméabilité d'interstices, le caractère superficiel des écoulements, leur localisation, permettent de classer l'aquifère de Jouan-d'Arau dans les nappes superficielles suspendues. Du point de vue géologique, cette nappe est située dans la partie supérieure fissurée des schistes cenomaniens ; elle se développe par conséquent dans le cortex de désagrégation.

Du point de vue biologique, il est intéressant de souligner que la nappe de Jouan-d'Arau offre, en définitive, des conditions de vie idéales pour les biotes aquatiques souterrains. De par sa nature superficielle, elle est en relation directe avec les sources de nourriture entraînées par l'eau depuis la surface du sol. L'obscurité y règne. Les réserves ne disparaissent jamais totalement. La vitesse de circulation de l'eau est toujours faible. Les variations thermiques sont relativement modérées ; les valeurs extrêmes absolues sont comprises, en particulier, dans la plage des valeurs optimales pour la reproduction des Cyclopidés, valeurs également très favorables pour de nombreux Crustacés.

B. Etude du peuplement.

A l'inverse des nappes alluviales et du sous-écoulement des rivières, milieux à perméabilité d'interstices les mieux connus en raison des nombreuses méthodes

et techniques mises au point pour les prospecter, les nappes superficielles suspendues sont, le plus souvent, difficiles à étudier. J'ai utilisé, afin de mettre en évidence la faune qui occupe la nappe de Jouan-d'Arau, une technique indirecte consistant à filtrer de façon permanente les eaux de l'exutoire. Des filets en gaze à bluter (maille de 95 µ) ont été fixés au tuyau d'alimentation de l'abreuvoir de Jouan-d'Arau et à la gouttière scellée au bord du trop-plein. Outre les formes aquatiques appartenant aux Gastéropodes et aux Crustacés, des Isopodes terrestres, des larves d'Insectes et des Coléoptères ont été également recueillis.

1. ASPECT QUALITATIF.

Liste faunistique (18) :

1 — Gastéropodes : **Moitessieria simoniana* Saint-Simon, 1848, *Horatia minuta* Draparnaud, 1805, *Bythinella* sp.

2 — Ostracodes : **Pseudocandona* n. sp., **Cryptocandona* aff. *vavrai* Kaufmann, 1900, *Potamocypris* aff. *wolffi* Brehm, 1920, *Cypria* sp.

3 — Copépodes. — Harpacticides : **Nitocrella subterranea* (Chappuis, 1928), **Ceuthonectes gallicus* Chappuis, 1928, **Antrocamptus longifurcatus* Rouch, 1970 b, *Attheyella crassa* (Sars, 1863), *Bryocamptus pygmaeus* (Sars, 1863).

— Cyclopidés : *Paracyclops fimbriatus*, **Speocyclops racovitzi sandetsi*, **Sp. anomalus*, **Graeteriella brehmi*.

4 — Syncarides : **Bathynelles* (19).

5 — Isopodes. — Microparasellidae : **Microcharon rouchi* Coineau, 1968.

— Stenasellidae : **Stenasellus virei* Magniez, 1968, **St. virei hussoni* Magniez, 1968.

6 — Amphipodes : **Niphargus gineti* Bou, 1965, **Niphargus* groupe *kochianus* Schellenberg, 1933.

Tous les Crustacés appartiennent à des espèces troglobies ou troglaphiles.

La faune souterraine mise en évidence compose une biocénose extrêmement riche puisque l'on ne

(18) Dans toutes les listes faunistiques, les espèces hypogées sont signalées par un astérisque.

Je tiens à remercier très sincèrement les différents spécialistes qui ont accepté de déterminer le matériel : M^{lle} Nicole GOURBAULT (Tricladés), M. Hans BOETERS (Gastéropodes), M. Dan DANIELOPOL (Ostracodes), M. Raymond ROUCH (Harpacticides), M^{me} Nicole COINEAU (Microparasellides), M. Guy MAGNIEZ (Stenasellides), M. Jean-Paul HENRY (Asellides) et M. Claude BOU (Amphipodes).

(19) Il n'a pas été possible de donner dans ce mémoire la détermination des Bathynelles : toutes mes stations se situent dans l'aire de répartition des *Gallopathynellinae* (SERBAN *et al.*, 1972).

compte pas moins de quatorze Crustacés hypogés, avec des espèces diversifiées et quantitativement bien représentées pour la plupart d'entre elles (comme on le verra dans le paragraphe suivant).

Stenasellus virei hussoni, si l'on se réfère aux récentes mise au point de MAGNIEZ (1968 b, 1971 b), est une espèce généralement inféodée aux massifs karstiques pyrénéens. Très commune dans le massif de Sourroque, elle a été recueillie fréquemment, notamment au niveau de l'exutoire karstique de Campet, situé en amont de la nappe de Jouan-d'Arau et qui l'alimente partiellement. On peut penser, dès lors, que cette sous-espèce colonise la nappe de Jouan-d'Arau à partir des masses calcaires qui la dominent.

La présence de *Stenasellus virei virei* paraît plus intéressante dans la mesure où cette sous-espèce peut

mener un mode de vie interstitiel. Cependant, dans le bassin hydrographique du Salat, la sous-espèce caractéristique des sous-écoulements, notamment celle du ruisseau de Sour qui draine le bassin versant de Jouan-d'Arau, n'est pas *St. virei virei*, mais *St. virei boui* (20).

La découverte de *Microcharon rouchi* dans la nappe de Jouan-d'Arau confirme que les conditions de vie réalisées dans cet aquifère sont comparables à celles rencontrées dans les terrains interstitiels. A ce jour, en effet, *M. rouchi* a été récolté uniquement dans le sous-écoulement de divers cours d'eau des Pyrénées-Atlantiques et de l'Ariège (COINEAU, 1971).

(20) Néanmoins *Stenasellus virei virei* est présent dans le sous-écoulement du Volp, rivière qui circule quelques kilomètres plus au nord mais qui appartient au bassin hydrographique de la Garonne.

TABLEAU XXII.

Source de Jouan-d'Arau. Analyse quantitative mensuelle des Crustacés récoltés du 20 avril 1968 au 21 juin 1969 et pourcentages mensuels de chacun des groupes.

Mois	O. %	H. %	C. %	S. %	M. %	St. %	N. %	Total
1968								
Avril.....	17 7,48	91 40,08	78 34,36	2 0,88		3 1,32	36 15,85	227
Mai.....	111 11,57	97 10,11	631 65,79	3 0,31	12 1,25	19 1,98	86 8,96	959
Juin.....	178 7,81	440 19,30	1584 69,50	12 0,52	2 0,08	10 0,43	53 2,32	2279
Juillet.....	34 17,61	28 14,50	98 50,77	1 0,51	3 1,35		29 15,02	193
Août.....	3 3,44	12 13,79	21 24,13				51 58,62	87
Septembre...	4 2,46	4 2,46	26 19,69		10 6,17		118 72,83	162
Octobre.....	5 1,74	10 3,49	45 15,73		10 3,49	4 1,39	212 74,12	286
Novembre....	108 5,53	271 13,89	1085 55,64	4 0,20	12 0,61	36 1,84	434 22,25	1950
Décembre....	124 4,75	539 20,66	1731 66,37	9 0,34	16 0,61	21 0,80	168 6,44	2608
1969								
Janvier.....	122 4,67	189 7,24	744 28,52	5 0,19	11 0,42	6 0,23	121 4,63	1198
Février.....	66 16,29	61 15,06	194 47,90	3 0,74	4 0,98	4 0,98	73 18,02	405
Mars.....	179 8,68	250 12,12	1484 71,96	3 0,14	7 0,33	8 0,38	131 6,35	2062
Avril.....	184 17,24	226 21,18	590 55,29	3 0,28	8 0,74	5 0,46	51 4,77	1067
Mai.....	173 8,91	361 18,59	1294 66,66	11 0,56	6 0,30	6 0,30	90 4,63	1941
Juin.....	69 13,16	111 21,18	309 58,96		3 0,57	2 0,38	30 5,72	524
Total.....	1377	2690	9914	56	104	124	1683	15 948
%.....	8,63	16,86	62,16	0,35	0,65	0,77	10,55	

O : Ostracodes ; H : Harpacticides ; C : Cyclopides ; S : Syncarides ; M : Microparasellides ; St : *Stenasellus* ; N : *Niphargus*.

Plusieurs espèces hypogées rencontrées à Jouan-d'Arau vivent aussi bien dans les terrains perméables en petit que dans les terrains perméables en grand. Il s'agit de *Nitocrella subterranea* et de *Ceuthonectes gallicus* pour les Harpacticides (ROUCH, 1968 a), de *Speocyclops racovitzai sandetsi*, de *Speocyclops anomalus* et de *Graciteriella brehmi* pour les Cyclopidés. Les Bathynelles longtemps considérées comme typiquement interstitielles, vivent en fait dans ces deux types de terrains, de même que *Niphargus gineti* (BOU, 1965).

Enfin, *Antrocamptus longifurcatus*, jamais capturé dans les eaux karstiques, semble dans l'état actuel de nos connaissances caractéristique de ces nappes superficielles (ROUCH, 1968 a).

En résumé, on peut déduire de cette étude qualitative que, en raison même de la structure de son aquifère, la nappe de Jouan-d'Arau offre des conditions de vie optimales pour de nombreux Crustacés aquatiques souterrains appartenant à des groupes d'origines diverses qui peuvent cohabiter.

Le fait essentiel qui se dégage, en effet, est l'hétérogénéité du peuplement qui comprend à la fois des espèces karstiques, des espèces menant un mode de vie ubiquiste et des formes interstitielles, auxquelles viennent s'ajouter des espèces qui paraissent liées à ce type de nappes.

2. ASPECT QUANTITATIF.

Le filtrage poursuivi pendant 431 jours (du 20 avril 1968 au 21 juin 1969) concernait l'intégralité des eaux de la source.

a. Bilan quantitatif des Crustacés.

Les résultats numériques ont été regroupés sous forme de bilans mensuels (tableau XXII).

Les Cyclopidés forment l'essentiel (62,16 %) des Crustacés évacués (15 948 individus au total). Leur grand nombre a permis d'aborder l'étude de la population qu'ils constituent, à l'inverse des autres groupes moins abondamment représentés.

Cependant, l'ensemble des récoltes, dont le total est loin d'être négligeable, autorise à penser que la nappe de Jouan-d'Arau abrite des populations de Crustacés relativement denses, compte tenu de la faible extension de l'aquifère et de l'importance minime des réserves.

b. Modalités des sorties des Crustacés.

1) Observations sur le nombre de Crustacés capturés et les débits de la source.

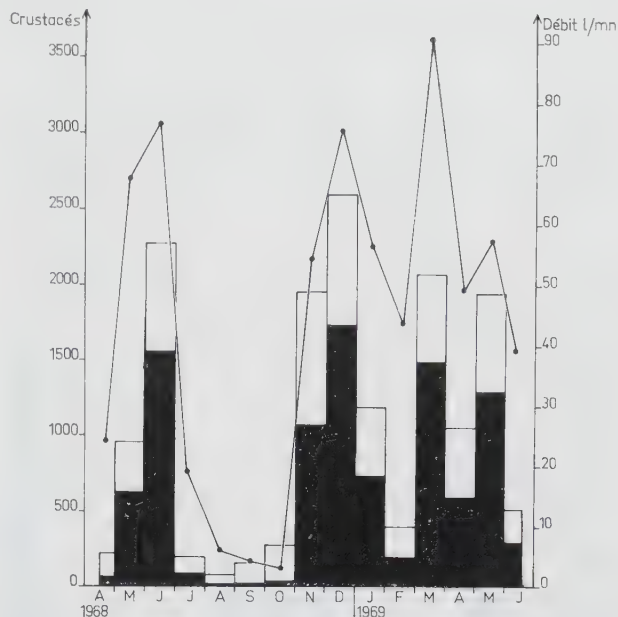


FIG. 41. — Source de Jouan-d'Arau : débit moyen mensuel de la source (l/mn), et nombre de Crustacés capturés. Sur l'histogramme, les Cyclopidés sont figurés en noir.

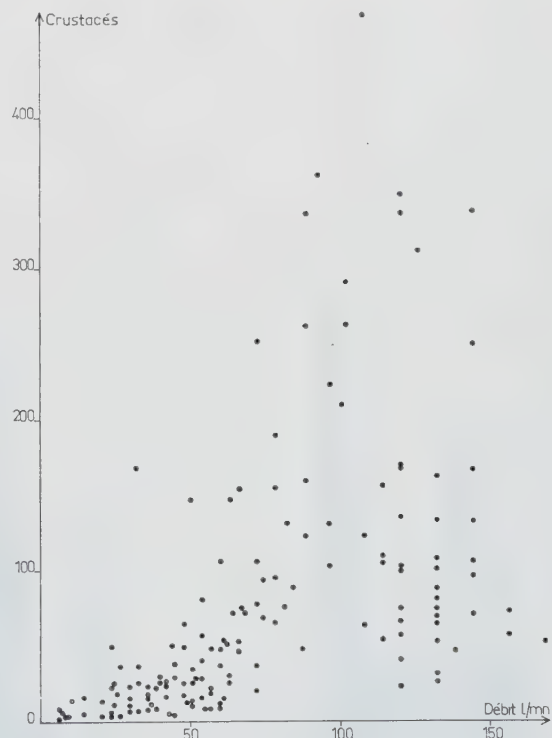


FIG. 42. — Source de Jouan-d'Arau : graphique indiquant l'absence de relation entre la valeur des débits moyens et le nombre de Crustacés récoltés chaque jour.

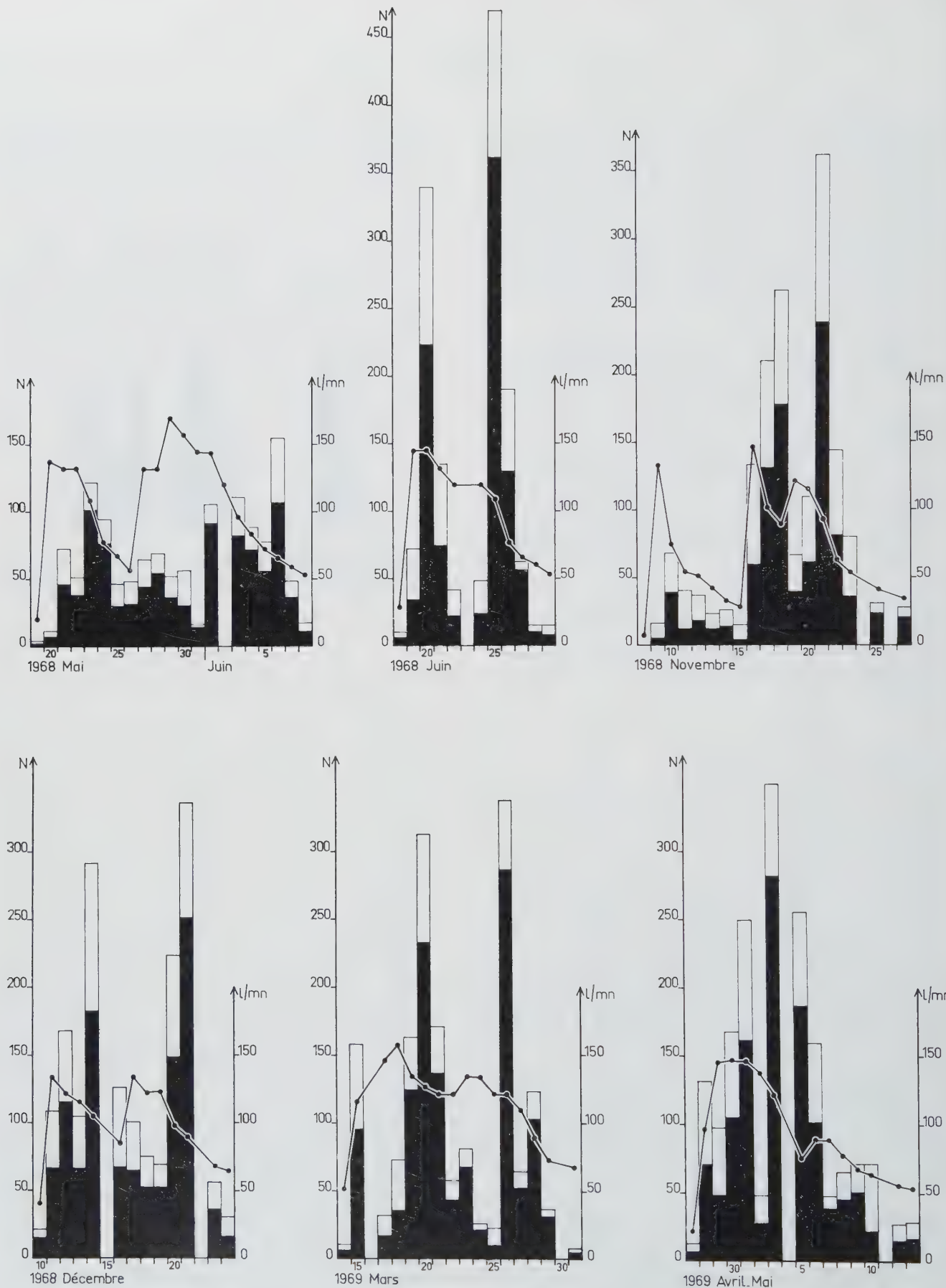


FIG. 43. — Source de Jouan-d'Arau : débit quotidien moyen (l/mn) et nombre de Crustacés (N) récoltés au cours de six périodes de crues. Sur l'histogramme, les Cyclopes sont figurés en noir.

La comparaison (graphique et histogramme de la figure 41) entre les débits moyens mensuels de la source et le total des Crustacés récoltés chaque mois montre que, en étiage, les sorties d'animaux sont faibles ; en revanche, les périodes de hautes eaux sont caractérisées par un entraînement important.

De tels résultats semblent indiquer l'existence d'une relation entre la valeur des débits et la quantité de Crustacés récoltés. Or, la comparaison des débits quotidiens moyens avec le nombre de Crustacés recueillis chaque jour (fig. 42) montre que, pour un même débit le nombre d'individus est extrêmement variable. Ainsi, et à titre d'exemple, pour un débit moyen journalier de 24 l/mn le nombre d'exemplaires capturés est le suivant : 22 Crustacés le 1^{er} mai 1968, 6 Crustacés le 16 mai et 37 Crustacés le 28 novembre ; pour un débit moyen journalier de 120 l/mn, le nombre de Crustacés évacués s'est établi

comme suit : 41 (27 juin 1968), 100 (28 décembre 1968), 169 (21 mars 1969) et 347 (3 mai 1969).

Cette remarque concerne également les Cyclopidés dont le nombre quotidien est variable pour un même débit moyen : 36 individus récoltés le 22 mai 1968, 81 le 12 décembre, 136 le 21 mars 1969 et 284 le 26 mars, pour un débit de 120 l/mn.

En résumé, si les animaux entraînés sont incontestablement plus nombreux lors des périodes de hautes eaux, il n'existe cependant pas de relations étroites entre les valeurs de débit et la quantité de Crustacés récoltés.

C'est pourquoi nous étudierons plus particulièrement les modalités des sorties d'animaux au cours de six périodes de crues.

TABLEAU XXIII.

Source de Jouan-d'Aran. Analyse quantitative mensuelle des Cyclopidés récoltés du 20 avril 1968 au 21 juin 1969.

Mois	Sp. r. %/H	G. b. %/H	Total Hypogés	P. f.	Total général	% Sp. r.	% G. b.	% Hypogés
1968								
Avril.....	36 51,42	34 48,57	70	8	78	46,15	43,58	89,74
Mai.....	409 67,15	200 32,84	609	22	631	64,81	31,69	96,51
Juin.....	909 57,93	660 42,06	1569	15	1584	57,38	41,66	99,05
Juillet.....	22 26,50	61 73,49	83	15	98	22,44	62,24	84,69
Août.....	2 20,00	8 80,00	10	11	21	9,52	38,09	47,61
Septembre.....	3 23,07	10 76,92	13	13	26	11,53	38,46	50,00
Octobre.....	2 18,18	9 81,81	11	34	45	4,44	20,00	24,44
Novembre.....	541 52,83	483 47,16	1024	61	1085	49,86	44,51	94,37
Décembre.....	912 55,95	718 44,04	1630	101	1731	52,68	41,47	94,16
1969								
Janvier.....	395 56,26	307 43,73	702	42	744	53,09	41,62	94,35
Février.....	63 36,84	108 63,15	171	23	194	32,47	55,67	88,14
Mars.....	961 68,01	452 31,98	1413	71	1484	64,75	30,45	95,21
Avril.....	276 50,18	274 49,81	550	40	590	46,77	46,44	93,22
Mai.....	787 63,51	452 36,48	1239	55	1294	60,81	34,93	97,74
Juin.....	160 58,39	114 41,60	274	35	309	51,77	36,89	88,67
Total.....	5478	3890	9368	546	9914	55,25	39,23	94,49
%.....	58,47	41,52						

Sp. r. : *Speocyclops racovitzai sandetsi* ; G. b. : *Graeteriella brehmi* ; P. f. *Paracyclops fimbriatus*.

2) Analyse de six périodes de crues.

L'examen de six périodes de crues (fig. 43), les unes hivernales, les autres printanières, survenant au cours des années 1968 et 1969, permet de suivre le déroulement des sorties de Crustacés en fonction des variations des débits :

— pendant la montée des eaux, on assiste, dans tous les cas, à une recrudescence des sorties d'animaux ;

— les sorties maximales n'ont jamais lieu pendant le paroxysme des crues mais se situent au contraire pendant les décrues.

Il existe donc tout d'abord une réponse rapide, peu importante, à l'accroissement des débits ; elle concernerait les animaux proches du front de source

qui seraient expulsés en premier ; plus tardivement paraîtraient les Crustacés établis dans les parties plus éloignées de l'aquifère.

Tout se passe donc comme si l'impulsion due aux précipitations provoquait une réponse tardive pouvant être mise en liaison avec les circulations toujours très lentes, même en période de crues, dans les terrains perméables en petit.

Ce type d'« hémorragie », où les sorties d'animaux présentent un retard par rapport à l'impulsion donnée au système, apparaît donc comme caractéristique des terrains perméables en petit. Elle est très différente de ce qui a été constaté dans le cas des aquifères karstiques (ROUCH, 1972).

TABLEAU XXIV.

Source de Jouan-d'Arau.

Etude de *Speocyclops racovitzai sandetsi* d'après les récoltes effectuées du 20 avril 1968 au 21 juin 1969.

Mois	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total C	Total
	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/Total	
1968										
Avril.....	3	19	22	4	5	1	3	1	14	36
	13,63	86,36	61,11	28,57	35,71	7,14	21,42	7,14	38,88	
Mai.....	44	298	342	2	4	16	28	17	67	409
	12,86	87,13	83,61	2,98	5,97	23,88	41,79	25,37	16,38	
Juin.....	109	321	430	228	65	63	77	46	479	909
	25,34	74,65	47,30	47,59	13,56	13,15	16,07	9,60	52,69	
Juillet.....	1	10	11	1	4	4	2		11	22
	9,09	90,90	50,00	9,09	36,36	36,36	18,18		50,00	
Août.....	1		1			1			1	2
			50,00						50,00	
Septembre...	3		3							3
			100							
Octobre.....	2		2							2
			100							
Novembre...	52	248	300	100	20	38	50	33	241	541
	17,33	82,66	55,45	41,49	8,29	15,76	20,74	13,69	44,54	
Décembre...	146	387	533	166	45	48	68	52	379	912
	27,39	72,60	58,44	43,79	11,87	12,66	17,94	13,72	41,55	
1969										
Janvier.....	66	150	216	92	11	22	28	26	179	395
	30,55	69,44	54,68	51,39	6,14	12,29	15,64	14,52	45,31	
Février.....	13	27	40	6	2	5	5	5	23	63
	32,50	67,50	63,49	26,08	8,69	21,73	21,73	21,73	36,50	
Mars.....	170	600	770	43	11	41	58	38	191	961
	22,07	77,92	80,12	22,51	5,75	21,46	30,36	19,89	19,87	
Avril.....	31	183	214	16	3	18	12	13	62	276
	14,48	85,51	77,53	25,80	4,83	29,03	19,35	20,96	22,46	
Mai.....	153	463	616	25	14	44	57	31	171	787
	24,83	75,16	78,27	14,61	8,18	25,73	33,33	18,12	21,72	
Juin.....	39	74	113	12	6	9	12	8	47	160
	34,51	65,48	70,72	25,53	12,76	19,14	25,53	17,02	29,37	
Total.....	833	2780	3613	695	190	310	400	270	1865	5478
%.....	23,05	76,94	65,95	37,26	10,18	16,62	21,44	14,47	34,04	

c. *Etude des Cyclopides.*

Les Cyclopides, groupe le plus abondamment représenté dans les prélèvements, se prêtent à une analyse mieux approfondie.

1) Structure de la population.

La population est composée de deux espèces troglodytes, *Speocyclops racovitzai sandetsi* et *Graeteriella brehmi*, et de l'espèce troglophile *Paracyclops fimbriatus*.

Je citerai seulement pour mémoire la capture, le 21 novembre 1968, d'un unique exemplaire femelle de *Speocyclops anomalus* dont il ne sera plus tenu compte par la suite.

Les résultats des prélèvements quotidiens, cumulés pour chaque mois, sont inscrits dans le tableau XXV.

TABLEAU XXV.

Source de Jouan-d'Arau.

Etude numérique de *Graeteriella brehmi* d'après les récoltes effectuées du 20 avril 1968 au 21 juin 1969

Mois	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total C	Total
	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/Total	
1968										
Avril.....	14	5	19	1	5	6	3		15	34
	73,68	26,31	55,88	6,66	33,33	40,00	20,00		44,11	
Mai.....	71	68	139	1	12	24	19	5	61	200
	51,07	48,92	69,50	1,63	19,67	39,34	31,14	8,19	30,50	
Juin.....	192	117	309	117	115	66	35	18	351	660
	62,13	37,86	46,81	33,33	32,76	18,80	9,97	5,12	53,18	
Juillet.....	14	8	22	3	5	26	4	1	39	61
	63,63	36,36	36,06	7,69	12,82	66,66	10,25	2,56	63,93	
Août.....	1		1		3	2	1	1	7	8
			12,50						87,50	
Septembre...	4	2	6		2	2			4	10
			60,00						40,00	
Octobre.....	4	1	5		0	4			4	9
			55,55						44,44	
Novembre....	91	79	170	49	70	80	96	18	313	483
	53,52	46,47	35,19	15,65	22,36	25,55	30,67	5,75	64,80	
Décembre....	200	99	299	96	108	104	89	22	419	718
	66,88	33,11	41,64	22,91	25,77	24,82	21,24	5,25	58,35	
1969										
Janvier.....	121	60	181	41	17	25	39	4	126	307
	66,85	33,14	58,95	32,53	13,49	19,84	30,95	3,17	41,04	
Février.....	37	14	51	5	5	18	25	4	57	108
	72,54	27,45	47,22	8,77	8,77	31,57	43,85	7,01	52,77	
Mars.....	197	130	327	26	16	26	40	17	125	452
	60,24	39,75	72,34	20,80	12,80	20,80	32,00	13,60	27,65	
Avril.....	110	57	167	26	22	33	21	5	107	274
	65,86	34,13	60,94	24,29	20,56	30,84	19,62	4,67	39,05	
Mai.....	215	56	271	19	43	70	43	6	181	452
	79,33	20,66	59,95	10,49	23,75	38,67	23,75	3,31	40,04	
Juin.....	27	22	49	17	12	19	15	2	65	114
	55,10	44,89	42,98	26,15	18,46	29,23	23,07	3,07	57,01	
Total.....	1298	718	2016	401	435	505	430	103	1874	3890
%.....	64,38	35,61	51,82	21,39	23,21	26,94	22,94	5,49	48,17	

Les pourcentages moyens des espèces hypogées entre elles s'établissent comme suit : *Sp. racovitzai sandetsi* représente 58,47 % de l'ensemble (de 50,18 % à 68,01 %), et *G. brehmi* 41,52 % de l'ensemble (de 31,98 % à 49,81 %) ; les écarts par rapport à la moyenne sont donc, au maximum, égaux à 10 %.

La constance remarquable de ces résultats, tant en ce qui concerne les proportions qui existent entre espèces hypogées et troglaphiles d'une part que le niveau des pourcentages de chaque espèce hypogée d'autre part, conduit à penser que le phénomène d'« hémorragie » nous donne une image relativement exacte de la structure de la population qui vit dans la nappe de Jouan-d'Arau.

Le faible transit des espèces d'origine épigée peut s'expliquer par le fait qu'il n'existe aucun milieu aquatique subaérien en relation avec l'aquifère de Jouan-d'Arau.

2) Composition de chaque espèce ; évaluation de la sex-ratio.

— *Speocyclops racovitzai sandetsi*.

Nous avons vu que 5478 exemplaires de *Speocyclops racovitzai sandetsi* ont été retenus dans les filtrats. La répartition des individus est indiquée dans le tableau XXIV.

Les adultes représentent 65,95 % de l'ensemble des individus décomptés avec 833 mâles et 2780 femelles ; les stades copépodites constituent pour leur part 34,04 % de la totalité des *Sp. racovitzai* évacués. L'étude des variations des pourcentages mensuels des individus au premier stade copépodite par rapport au total des individus capturés chaque mois a permis de mettre en évidence un cycle de reproduction (voir la deuxième partie de cet ouvrage).

Les femelles sont, d'après la moyenne calculée pour l'ensemble des prélèvements, environ trois fois plus nombreuses que les mâles ; 23,05 % de mâles (de 12,86 % à 34,51 %) et 76,94 % de femelles (de 65,48 % à 87,13 %), ceci pendant les périodes de hautes eaux.

On constate que, tout au long de l'année, les femelles restent largement excédentaires par rapport aux mâles ; la sex-ratio pourrait donc s'établir à 25 % de mâles et 75 % de femelles.

— *Graeteriella brehmi*.

Les 3890 individus de *Graeteriella brehmi* capturés se répartissent de la façon suivante : 1298 mâles, 718 femelles et 1874 copépodites, soit 51,82 % d'adultes et 48,17 % de copépodites à tous les stades. Le tableau XXV rend compte des recensements mensuels des récoltes.

TABLEAU XXVI.

Source de Jouan-d'Arau.

Etude numérique de *Paracyclops fimbriatus* d'après les récoltes effectuées du 20 avril 1968 au 21 juin 1969.

Mois	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total C	Total
1968										
Avril.....	2	4	6	1		1			2	8
Mai.....	7	8	15	2	1	1		3	7	22
Juin.....	5	5	10		1		1	3	5	15
Juillet.....	5	5	10		2	2		1	5	15
Août.....	7	1	8		1	1		1	3	11
Septembre...	6	4	10		2		1		3	13
Octobre.....	25	2	27	1	2	4			7	34
Novembre...	17	24	41	8	3	4	2	3	20	61
Décembre....	37	48	85	3	1	3	6	3	16	101
1969										
Janvier.....	13	19	32	6	3	1			10	42
Février.....	6	10	16	1	1	3	2		7	23
Mars.....	20	24	44	6	7	2	6	6	27	71
Avril.....	18	10	28	7		1	1	3	12	40
Mai.....	13	14	27	3	14	5	1	5	28	55
Juin.....	11	9	20	5	2	2	3	3	15	35
Total.....	192	187	379	43	40	30	23	31	167	546
%	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/Total	
	50,65	49,34	69,41	25,74	23,95	17,96	13,77	18,56	30,58	

Les quatre premiers stades copépodites apparaissent dans des proportions voisines ; les subadultes, moins nombreux, constituent seulement 5,49 % de l'ensemble des différents copépodites. Présents dans les échantillons toute l'année, les copépodites voient cependant leurs pourcentages varier entre 27,65 % et 64,80 % ce qui a permis de reconnaître, également pour cette espèce, une périodicité de la reproduction.

L'analyse des adultes montre que les proportions entre les mâles et les femelles s'établissent ainsi : 64,38 % de mâles (de 51,07 % à 79,33 %) et 35,61 % de femelles (de 20,66 % à 48,92 %).

Il existe toujours un excédent de mâles, la sex-ratio s'établit aux alentours de 65 % de mâles pour 35 % de femelles.

— *Paracyclops fimbriatus*.

546 *Paracyclops fimbriatus* ont été décomptés : 192 mâles, 187 femelles et 167 copépodites (tableau XXVI).

Tous les stades copépodites sont représentés, ils constituent 30,58 % du total général des captures.

Les mâles et les femelles atteignent respectivement 50,65 % et 49,34 % de l'ensemble des adultes. La sex-ratio serait donc voisine de 50 % ; cependant cette valeur n'est donnée qu'à titre indicatif, le nombre d'individus traité étant insuffisant pour permettre d'avancer un résultat indiscutable.

TABEAU XXVII.

Source de Jouan-d'Arau. Etude de prélèvements d'une durée de vingt-quatre heures chacun.

Date %/Total général	Total général	♂ %/♂ + ♀	♀ %/♂ + ♀	♂ + ♀ %/Total	Copépodites %/Total	Total
25.VII.1968	338					
<i>Sp. racovitzai</i>		10	24	34	186	220
61,45 %		29,41	70,58	15,45	84,54	
<i>G. brehmi</i>		26	4	30	108	138
38,54 %		86,66	13,33	21,73	78,26	
21.XI.1968	236					
<i>Sp. racovitzai</i>		10	49	59	61	120
50,84 %		16,94	83,05	49,16	50,83	
<i>G. brehmi</i>		15	10	25	82	107
45,33 %		60,00	40,00	23,36	76,63	
<i>P. fimbriatus</i>		1	3	4	5	9
3,81 %						
21.XII.1968	248					
<i>Sp. racovitzai</i>		13	34	47	68	115
46,37 %		27,65	72,34	40,86	59,13	
<i>G. brehmi</i>		39	14	53	78	121
48,79 %		73,58	26,41	43,80	64,46	
<i>P. fimbriatus</i>		4	6	10	2	12
4,83 %						
20.III.1969	241					
<i>Sp. racovitzai</i>		18	109	127	30	157
65,14 %		14,17	85,82	80,89	19,10	
<i>G. brehmi</i>		36	20	56	24	80
33,19 %		64,28	35,71	70,00	30,00	
<i>P. fimbriatus</i>		1		1	3	4
1,65 %						
26.III.1969	284					
<i>Sp. racovitzai</i>		36	127	163	34	197
69,36 %		22,08	77,91	82,74	17,25	
<i>G. brehmi</i>		39	29	68	13	81
28,52 %		57,35	42,64	83,95	16,04	
<i>P. fimbriatus</i>		2	2	4	2	6
2,11 %						

— Conclusion.

L'analyse, pour chaque espèce, des pourcentages de mâles par rapport aux femelles qui conduit à constater des écarts relativement faibles tout au long de l'année, ainsi que la mise en évidence, par ailleurs, d'un cycle annuel de la reproduction (voir la partie biologique), constitue semble-t-il des preuves supplémentaires en ce qui concerne les conclusions formulées à la fin du paragraphe précédent : le phénomène d'« hémorragie » rend compte avec beaucoup de vraisemblance de la structure réelle des populations.

3) Comparaison des résultats globaux avec ceux de prélèvements partiels.

Les valeurs précédemment acquises, ayant trait d'une part à la structure de la population des Cyclopidés et d'autre part à la répartition des individus au sein de chaque espèce, concernent l'ensemble des récoltes. J'ai étudié de la même façon cinq prélèvements choisis parmi les plus riches ; d'une durée de vingt-quatre heures chacun, ils furent effectués à des périodes de hautes eaux (tableau XXVII).

Les remarques suivantes peuvent être formulées :

— Les espèces hypogées constituent, au minimum, 95,16 % des récoltes (nous avons vu que la moyenne pour la totalité des récoltes s'établissait à 94,49 %).

— Les différentes espèces présentent les pourcentages ci-dessous :

— *Speocyclops racovitzai sandetsi* : 46,37 % à 69,36 % (moyenne globale : 55,25 %) ;

— *Graeteriella brehmi* : 28,52 % à 48,79 % (moyenne globale : 39,23 %) ;

— *Paracyclops fimbriatus* : 4,83 % au maximum (moyenne globale : 5,5 %).

— Les espèces hypogées se répartissent entre elles ainsi :

	<i>Sp. racovitzai sandetsi</i>	<i>G. brehmi</i>
— 25-VI-1968	61,45 %	38,54 %
— 21-XI-1968	52,86 %	47,13 %
— 21-XII-1968	48,72 %	51,27 %
— 20-III-1969	66,24 %	33,75 %
— 26-III-1969	70,86 %	29,13 %

Rappelons que les moyennes globales sont égales à 58,47 % pour *Sp. racovitzai sandetsi* et à 41,52 % pour *G. brehmi*.

Nous retiendrons donc que les résultats mis en évidence au cours de quelques crues permettent de connaître, avec une bonne approximation, la structure de la population puisque les différents pourcentages obtenus s'écartent fort peu (12 % au maximum)

de ceux qui ont été calculés pour plus d'une année de filtrage.

En ce qui concerne la sex-ratio, les résultats sont également du même ordre de grandeur bien que s'écartant sensiblement des données moyennes ; *Sp. racovitzai sandetsi* présente un excédent de femelles (70,58 % à 85,82 % ; moyenne globale : 76,94 %), alors qu'il existe une majorité de mâles pour *C. brehmi* (57,35 % à 86,66 % ; moyenne globale : 64,38 %).

Dans le cas de la nappe de Jouan-d'Arau, ces résultats partiels confirment donc l'idée que le phénomène d'« hémorragie » rend compte de l'état d'une population de Cyclopidés bâtie sur un certain modèle et dont les caractéristiques varient peu en cours d'année ; les pertes constantes qui affectent la population doivent être considérées comme négligeables puisqu'elles ne modifient en rien l'équilibre établi. De ce fait, il est permis d'estimer qu'une population très riche de Cyclopidés est établie dans ce type d'aquifère.

3. CONCLUSIONS.

La nappe de Jouan-d'Arau, dont on a défini par ailleurs la position superficielle et la pérennité des réserves, constitue un habitat richement peuplé par des espèces souterraines d'origine karstique, interstitielle, ou à mode de vie ubiquiste. En outre, ce type d'aquifère paraît héberger des formes qui lui sont propres, tel *Antrocampus longifurcatus*. Au total, onze Crustacés troglobies ont été dénombrés.

Cette population a été mise en évidence par filtrage continu de la source pérenne, au cours d'une étude à long terme.

Le phénomène d'hémorragie atteint des valeurs élevées au moment des hautes eaux ; lors des crues, on constate que les sorties maximales ont lieu avec un certain retard par rapport à la montée des eaux et au maximum de la crue ; une telle réponse peut donc être considérée comme caractéristique de ce type d'aquifère à perméabilité d'interstices où les circulations demeurent toujours lentes.

Les Cyclopidés très abondants dans les récoltes (9914 individus) se prêtaient à une analyse plus approfondie qui a permis de montrer, pour ce groupe, l'organisation d'une population souterraine. Les espèces hypogées *Speocyclops racovitzai sandetsi* et *Graeteriella brehmi* y sont majoritaires (94 %), l'espèce troglophile *Paracyclops fimbriatus* étant peu (6 %) ou pas représentée.

Les femelles sont trois fois plus fréquentes que les mâles pour *Sp. racovitzai sandetsi*, alors que pour

G. brehmi les mâles sont près de deux fois plus nombreux que les femelles.

La comparaison des résultats obtenus à partir de filtrages pratiqués sur de très longues périodes avec ceux concernant quelques crues montrent que les différentes caractéristiques de la population varient peu

au cours de l'année (pourcentage de chaque espèce, sex-ratio). Cette observation conduit à estimer que les pertes constantes subies par le peuplement du système ne modifient pas l'équilibre des populations. Nous pouvons donc conclure à la grande richesse de ce biotope en formes souterraines.

III. GÉNÉRALISATION DES RÉSULTATS.

Quelques stations ont permis des observations fragmentaires afin de généraliser notre connaissance de la microfaune qui colonise les nappes superficielles suspendues. Elles correspondent toutes à des ruissellements hypodermiques ou à des nappes du cortex de désagrégation ; leur aquifère, toujours superficiel, n'a cependant point fait l'objet, comme celui de Jouan-d'Arau, d'une étude physico-chimique et hydrogéologique approfondie. Dans tous les cas, la technique de filtrage fut utilisée pour mettre en évidence la faune qui vit dans de tels biotopes.

A. Source de Millas.

Ferme de Millas, commune d'Eycheil, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000°, Saint-Girons n° 1 : x = 504 ; y = 74 ; z = 510.

La source de Millas donne naissance au petit ruisseau de Carbalasse, affluent de rive gauche du Salat. Les eaux qui alimentent cette source circulent dans une large dépression creusée dans les argiles et les marnes du Trias. Il s'agit là, en partie, d'un écoulement de subsurface, avec des sources temporaires et de vastes surfaces de suintements en de nombreux points du vallon ; l'exutoire principal de la nappe est cependant pérenne et présente toujours des débits relativement importants qui impliquent l'existence d'une certaine réserve.

La faune mise en évidence a été obtenue par filtrage de l'eau de la source captée au niveau de la ferme de Millas, du 14 janvier au 20 mai 1967.

Au cours de cette période d'observations, les débits ont peu varié : de 16 l/mn à 32 l/mn.

Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau pour la journée du 20 janvier sont les suivantes :

- Température = 9,6°C
- Dureté totale = 3,2°F
- pH = 7,4.

Liste des Crustacés :

- Ostracodes : **Pseudocandona* sp.
- Harpacticides : *Bryocamptus zschokkei* (Schmeil, 1893), *B. typhlops* (Mrazek, 1893), *Paracamptus schmeili* (Mrazek, 1893), **Ceuthonectes gallicus*, **Nitocrella subterranea*, **Elaphoidella bouilloni* Rouch, 1964.
- Cyclopides : *Paracyclops fimbriatus*, *Diacyclops languidoides*, **Speocyclops racovitzai*, **Sp. kieferi*.
- Syncarides : **Bathynelles*.
- Isopodes : **Stenasellus virei* Dollfus, 1897.
- Amphipodes : **Niphargus* groupe *kochianus*.

Les très nombreux Lamellibranches et Gastéropodes expulsés appartiennent aux genres *Pisidium*, *Horatia* et *Bythinella*.

Pour plusieurs raisons (filets déplacés, colmatés,...) les récoltes ne peuvent être estimées valables du point de vue quantitatif ; aussi, et à titre d'exemple, seul est donné le décompte des Crustacés évacués du 4 au 11 mai, en période de moyennes eaux (tableau XXVIII).

Sur un total de 1072 Crustacés, 300 Cyclopides ont été dénombrés soit 27,98 % des récoltes. L'espèce *Paracyclops fimbriatus* est largement dominante, cependant que *Speocyclops racovitzai* et *Diacyclops languidoides* n'apparaissent qu'en de rares exemplaires.

L'examen de l'ensemble des prélèvements a montré que *Niphargus kochianus* est constamment représenté ; les *Bathynelles* et *Speocyclops kieferi* sont toujours peu abondants.

Ainsi, la nappe superficielle qui alimente la source de Millas est peuplée par des formes hypogées ; neuf espèces strictement inféodées aux eaux souterraines y ont été capturées, dont les deux Cyclopides troglobies *Speocyclops racovitzai* et *Sp. kieferi*.

TABLEAU XXVIII.

Source de Millas. Détail des Crustacés récoltés du 4 au 11 mai 1967.

Mai 1967	4 au 6	6 au 8	8 au 9	9 au 10	10 au 11
Débîts (l/mn)	19	18	17	16	16
Crustacés :					
Ostracodes....	2	4	2	3	
Harpacticides..	10	24	14	11	13
Cyclopides....	87	111	49	32	21
<i>Niphargus</i>	134	213	123	112	101
<i>Stenasellus</i>	1	3			2
Cyclopides :					
<i>Sp. racovitzai</i> .	1	2	3	1	1
<i>P. fimbriatus</i> ..	80	105	40	30	19
<i>D. languidoides</i>	6	4	6	1	1

B. Source de La Bièle.

Cap-de-Sour, commune de Moulis, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000°, Saint-Girons
n° 5 : x = 501 ; y = 70,8 ; z = 750.

La source de La Bièle est située près de la fontaine de La Bièle, à la même altitude (750 m), en bordure de la route menant au village de Cap-de-Sour (21).

(21) Voir l'étude concernant la *fontaine* de La Bièle dans le chapitre suivant.

TABLEAU XXIX.

Source de La Bièle. Détail des récoltes de Crustacés du 16 mai au 21 juin 1969.

Date	Ostracodes	Harpacticides	Cyclopides	<i>Niphargus</i>	<i>Stenasellus</i>
16 mai	2	2	6	2	1
18 »	2		1	3	
20 »		1	1	3	
21 »			3	1	
22 »		1	4	3	
24 »			4	2	
27 »			11	11	
28 »			3	2	
29 »			4	1	1
30 »		2	2		
31 »		1	1		
2 juin		2	11	2	
3 »			2		
4 »		1	4	1	
5 »	2		1	3	
7 »			5		
9 »	4		5	3	
10 »			5	3	
11 »			2	2	
12 »	2		8		
13 »		2	4	3	
14 »	2	7	14	4	
15 »	2	28	7	1	
16 »		1	12	3	
17 »		3	4	1	
18 »			3		
19 »			4	1	
21 »			14		
Total...	16	51	145	55	2

Cette source captée est pérenne ; elle constitue l'exutoire d'un écoulement superficiel dont les eaux proviennent en partie des calcaires triasiques.

Les observations ont été poursuivies du 15 mai au 21 juin 1969 (intervalles de vingt-quatre à quarante-huit heures entre deux visites consécutives).

1. ETUDE PHYSICO-CHIMIQUE DES EAUX.

Le débit est faible, voisin de 20 l/mn en période de hautes eaux.

Les mesures de la température et de la résistivité ont fourni les valeurs suivantes :

— Température :

minimum = 12,3°C
maximum = 12,45°C.

— Résistivité à 20°C :

minimum = 1736 Ω -cm (5 juin 1969)
maximum = 1832 Ω -cm (17 juin 1969)
moyenne = 1791 Ω -cm.

Au même moment, les eaux de la fontaine de La Bièle, exutoire karstique, présentaient des températures comprises entre 9,5°C et 9,9°C, et des valeurs de la résistivité situées entre 2767 Ω -cm et 3141 Ω -cm.

Les eaux de la source de La Bièle offrent donc des caractéristiques très différentes de celles de l'exutoire karstique de La Bièle. Leur forte minéralisation traduit des vitesses de circulation lentes. La température élevée de l'eau de la source (la moyenne atmosphérique du mois de mai 1969 fut de 14,1°C et celle de juin de 15,3°C) indique en outre que l'aquifère qui l'alimente est superficiel.

2. ETUDE DU PEUPLEMENT.

Liste des Crustacés :

- Ostracodes : *Ilyocypris bradyi* Sars, 1890, *Potamocypris* aff. *wolfi*.
- Harpacticides : *Attheyella crassa*.
- Cyclopides : *Paracyclops fimbriatus*, **Speocyclops racovitzai sandetsi*.
- Isopodes : **Stenasellus virei hussoni*.
- Amphipodes : **Niphargus gineti*.

Le tableau XXIX rend compte des captures effectuées.

Parmi les 269 Crustacés récoltés, 145 appartiennent au groupe des Cyclopides (53,9 %) ; il s'agit en majorité de *Paracyclops fimbriatus* (143 individus : 58 mâles, 38 femelles, 10 copépodites I, 8 copépodites II, 12 copépodites III, 10 copépodites IV, 7 copépodites V) pour seulement deux exemplaires de

Speocyclops racovitzai sandetsi (1 mâle, 1 copépodite IV).

La nappe superficielle qui alimente la source de La Bièle semble ne pas posséder d'importantes réserves. Néanmoins, elle abrite trois formes hypogées communes dans les biotopes de ce type.

C. Le col de La Crouzette.

Les Cabesses, commune de Rivèrenert, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000^e, Saint-Girons n° 3 : x = 517,9 ; y = 71 ; z = 1050.

L'amont de la vallée de Rivèrenert est creusé dans des terrains primaires nord-pyrénéens. Le Nert naît dans un cirque encaissé formé de schistes infrasiluriens subverticaux. A cet endroit, les versants sont recouverts par des dépôts de pentes sur lesquels s'est installée la couverture végétale.

Un chemin forestier entame le versant, parfois jusqu'à la roche en place, faisant apparaître par endroits, sous la couche humifère, un régolite bien développé. L'eau qui circule dans ce niveau grossier réapparaît à la surface sous forme de sources temporaires et d'écoulements diffus.

Deux Copépodes hypogés ont été mis en évidence dans cette nappe du col de La Crouzette : *Speocyclops kieferi* et *Elaphoidella bouilloni* (ROUCH, 1964 b ; LESCHER-MOUTOUÉ, 1965), en filtrant une source et en effectuant un sondage selon la méthode Karaman-Chappuis dans une zone humide.

D. Ecoulements de subsurface à Moulis.

Plusieurs stations sont situées sur le flanc oriental du synclinal de Sourroque.

— L'eau parcourant le régolite qui sert de revêtement aux marnes albiennes alimente des zones marécageuses qui s'assèchent plus ou moins complètement en été et en automne.

C'est en filtrant, à ce niveau, l'eau obtenue par sondage Karaman-Chappuis que MESTROV (1962 a) a récolté les formes macroscopiques suivantes : *Niphargus* sp., *Stenasellus virei*, *Pelodrilus leruthi*, *Pisidium nitidum*.

En ce qui concerne la microfaune, le filtrage des eaux, au bas de la pente, quelques mètres en aval de l'entrée de la grotte-laboratoire de Moulis (leg. B. DELAY), a permis la capture de *Speocyclops racovitzai* cf. *boscensis* (30 mai 1968) : 2 mâles, 9 femelles, 1 subadulte.

— L'entaille de la route qui mène au village de Montfaucon provoque la naissance de sources temporaires en relation avec le régalite qui recouvre les marnes et les calcaires albiens. Quelques filtrages effectués en plaçant un filet à l'extrémité d'une buse placée dans le fossé de la route (du 3 au 9 juin 1971) ont fourni de nombreux exemplaires de *Sp. racovitzai* cf. *boscensis* et en particulier :

— le 8 juin : 3 mâles, 1 copépode IV, 1 copépode V ;

— le 9 juin : 3 mâles, 6 femelles, 1 copépode II, 2 copépodes V.

E. Conclusions.

Les aquifères de Millas, de La Bièle, du col de La Crouzette et de Moulis sont tous de type superficiel.

Les sources de Millas et de La Bièle présentent un écoulement pérenne ; leur minéralisation relative-

ment élevée, leurs températures qui suivent les variations climatiques extérieures, sont autant d'indices qui permettent de penser qu'elles constituent les exutoires de nappes situées dans le cortex de désagrégation.

Le caractère temporaire des sources et des suintements du col de La Crouzette et de Moulis semble indiquer une alimentation par des écoulements hypodermiques.

Ces aquifères superficiels recèlent une riche association de Crustacés souterrains (au total, onze espèces troglobies) : *Ceuthonectes gallicus*, *Nitocrella subterranea*, *Elaphoidella bouilloni*, *Speocyclops racovitzai*, *Sp. kieferi*, *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, *Bathynelles*, *Niphargus kochianus*, *N. gineti*, *Stenasellus virei* et *St. virei hussoni*.

En particulier, deux Cyclopides hypogés : *Speocyclops kieferi* et *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, paraissent, du moins dans l'état actuel des prospections, caractéristiques de ce type de nappes.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

De nombreux travaux ont été consacrés à la faune qui peuple les terrains perméables en petit (CHAPPUIS, 1925 ; ANGELIER, 1953 ; KARAMAN, 1954 ; HUSMANN, 1956, 1966 *a* et *b* ; ORGHIDAN, 1959 ; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960 ; MOTAS, 1962 ; COINEAU, 1971 — pour ne citer que les plus importants —). Dans le domaine des eaux continentales, ce sont essentiellement les nappes alluviales et les sous-écoulements des rivières qui ont fait l'objet de prospections approfondies, ce qui tient à plusieurs faits :

— les nappes alluviales, comme les sous-écoulements, sont parfaitement définies, aussi bien du point de vue géographique que géologique et hydrogéologique, ce qui constitue un atout très appréciable pour le zoologiste ;

— les moyens d'accès à ces milieux sont relativement nombreux qu'ils soient naturels (sources) ou artificiels (puits maçonnés et puits tubés) ;

— de nombreuses techniques ont été mises au point qui permettent de capturer directement la faune : pêches au filet dans les puits (filet Cvetkov, en particulier), balances appâtées, sondages Karaman-Chappuis, procédés de pompage selon la méthode de Bou et de Rouch.

Plus rares sont les travaux consacrés à des milieux interstitiels n'appartenant pas au domaine des terrains alluviaux *sensu lato*.

C'est à MESTROV (1962) que revient le mérite d'avoir montré l'intérêt des petites nappes qui se rencontrent sur le flanc des montagnes. Il propose le terme de biotope hypotelminorhéique pour ces milieux et met en évidence quelques formes souterraines remarquables appartenant aux genres *Pelodrilus*, *Niphargus* et *Stenasellus*.

A la suite de son travail, des prospections éparses dans les Pyrénées centrales permettent d'ajouter un certain nombre de Copépodes à la liste des formes récoltées appartenant aux genres *Elaphoidella*, *Antrocamptus*, *Ceuthonectes*, *Nitocrella* pour les Harpacticides, et *Speocyclops* et *Graeteriella* pour les Cyclopides (travaux de : ROUCH, 1964 *b*, 1970 *b* ; CALIMAN, 1967 ; LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 *a*, *b*).

Les Syncarides Bathynelles (CALIMAN, 1967), puis les Microparasellides (LESCHER-MOUTOUÉ, 1968 *d*), de même que les Planaires obscuricoles (GOURBAULT, 1972), s'ajoutent à la liste des formes hypogées, ce qui montre l'intérêt de ces biotopes.

Les travaux de BOU, dans l'Albigeois (1966, 1968 *b*), confirment la présence de formes souterraines dans ces milieux.

Si ces aquifères ont été généralement moins étudiés, cela tient au fait que leurs caractéristiques géologiques, physiques et chimiques ne sont pas clairement définies et que les moyens d'investigations du

point de vue faunistique sont très limités. En effet, dans ce type de nappe, seul le front des sources « milieu limite entre le domaine souterrain et le monde épigé » (VANDEL, 1920 et 1964, p. 21) peut faire l'objet de récoltes.

C'est pourquoi il m'a paru souhaitable de mieux caractériser ces nappes superficielles du point de vue géologique, hydrogéologique, physique et chimique. Pour l'aspect biologique, il était nécessaire d'utiliser une méthode indirecte consistant à filtrer de façon permanente les émergences de tels systèmes.

La nappe de Jouan-d'Arau située non loin du laboratoire souterrain du C.N.R.S. se prêtait particulièrement bien à ce type d'études.

Les principaux résultats obtenus, qui permettent de définir ce milieu, peuvent être énoncés de la façon suivante :

1 — Le terme le plus adéquat pour désigner de semblables biotopes est celui de *nappes superficielles suspendues*. Il englobe deux types d'aquifères distincts : le premier se développe dans le *régolite* et donne lieu à un *ruissellement hypodermique* (il correspond au biotope hypotelminorhéique de MESTROV), le second se situe dans le *cortex de désagrégation*.

2 — Les variations saisonnières et journalières de la température de ces nappes, au même titre que leurs fortes teneurs en chlorures, sont autant d'indices de leur position superficielle.

3 — La lithologie du régolite, comme celle du cortex de désagrégation, permet de classer ces aquifères dans les terrains à perméabilité d'interstices. Les taux de minéralisation toujours élevés, et qui varient peu pendant les crues, traduisent des vitesses de circulation lentes, caractère fondamental des nappes à perméabilité d'interstices.

4 — L'analyse des courbes de tarissement montre que les réserves peuvent être substantielles dans le cas des nappes situées dans le cortex de désagrégation, à l'inverse du ruissellement hypodermique ; chez ce dernier, les réserves peu abondantes ne permettent pas le fonctionnement de sources pérennes.

Ces différents caractères permettent d'établir très clairement le statut des *nappes superficielles suspendues*.

Du point de vue biologique, les données acquises au niveau de la nappe de Jouan-d'Arau se résument ainsi :

1 — Le peuplement des nappes superficielles suspendues est essentiellement hétérogène. Les Crustacés hypogés que l'on y rencontre reconnaissent des origines diverses : certaines espèces sont d'origine karsitique, d'autres proviennent du milieu interstitiel,

d'autres encore peuplent indifféremment ces deux types de milieux, les dernières enfin paraissent liées à ce genre d'aquifère.

2 — Le phénomène d'« hémorragie » qui est à la base des informations faunistiques que j'ai recueillies se déroule de la manière suivante : les sorties d'animaux sont maximales pendant les périodes de hautes eaux et pratiquement nulles lors de l'étiage estival et automnal. Pendant les crues, les sorties les plus abondantes se produisent au moment de la décrue, bien que le nombre d'individus entraînés croisse dès l'augmentation des débits. Il s'agit là d'une réponse tardive à l'impulsion reçue par l'aquifère, qui semble caractéristique de ces terrains perméables en petit mais qui est fondamentalement différente des réponses observées au niveau des exutoires karstiques.

3 — Le nombre d'individus expulsés (15 948 en 431 jours) autorise à conclure à la richesse du peuplement de tels biotopes.

4 — Les Cyclopidés, groupe le mieux représenté dans le filtrat (62,16 % du total des Crustacés capturés), ont fait l'objet d'une étude de la structure de leur population. Les résultats partiels obtenus lors de plusieurs crues confirment les résultats globaux ; ils conduisent à la représentation ci-après :

— la population de Jouan-d'Arau est constituée de trois espèces, dont deux hypogées, *Speocyclops racovitzai sandetsi* (55 %) et *Graeteriella brehmi* (39 %), et une troglophile, *Paracyclops fimbriatus* (6 %) ;

— au cours de l'année les valeurs de la sex-ratio varient peu pour chacune des trois espèces ; le pourcentage des femelles pour *Sp. racovitzai sandetsi* est égal à 75 %, celui des femelles de *G. brehmi* atteint 35 %, celui des femelles de *P. fimbriatus*, enfin, est voisin de 50 %.

Un cycle saisonnier de la reproduction a été mis en évidence pour les deux formes hypogées.

La constance de ces résultats permet de penser que le phénomène d'« hémorragie » ne rompt en rien l'équilibre de la population et qu'il constitue de ce fait une cause de mortalité mineure. Dans ces conditions, on est conduit à estimer que la population des Cyclopidés de Jouan-d'Arau est très abondante.

L'ensemble de ces observations met clairement en évidence l'originalité des nappes superficielles suspendues. De nombreux groupes hypogés, les Cyclopidés en particulier, trouvent là un biotope souterrain qui leur est très favorable.

Il convient de poursuivre l'étude des nappes superficielles suspendues, au même titre que celle des nappes alluviales, en tant que l'un des principaux milieux de vie des formes souterraines.

CHAPITRE XII.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS DE LA ZONE D'INFILTRATION DES KARSTS.

I. INTRODUCTION.

Dans la partie supérieure des massifs karstiques, ou zone d'infiltration, les circulations d'eau suivent un trajet à prédominance verticale. Lorsqu'il existe des cavités à ce niveau, elles recoupent toute une fissuration qui draine les eaux vers la partie inférieure des karsts. RACOVITZA, en 1907, signale aux biologistes l'intérêt que représente l'existence d'un réseau de fentes en tant que milieu de vie, tout en notant qu'« il est difficile de démontrer par l'observation directe que les fentes sont habitées » (p. 384).

Faisant suite à des travaux d'ordre faunistique, voire écologique, fondés exclusivement sur des pêches dans les collections d'eau qui parsèment les cavités de cette zone, les recherches récentes consacrées aux microcrustacés aquatiques occupant la partie supérieure des massifs karstiques ont fait appel à la technique indirecte des filtrages continus. En 1968, ROUCH prouve pour la première fois que le peuplement copépodologique des gours de certaines grottes est le résultat de l'établissement d'individus entraînés par les eaux d'infiltration depuis le réseau de fentes sus-jacent ou provenant des fissures sous-jacentes. DELAY (1968, 1969) a montré que le transit n'est pas propre aux seuls Copépodes ; il a étendu ses observations à des formes appartenant à d'autres groupes zoologiques (Bathynelles, *Stenasellus virei*). Ces deux auteurs ont reconnu que la faune recueillie dans les grottes par filtrage des eaux d'infiltration s'avère en général qualitativement plus riche que celle obtenue par récolte directe dans les collections d'eau.

Il apparaît cependant que ces travaux, s'ils ont bien mis en évidence le mode de colonisation des gours, n'offrent qu'une image partielle du peuple-

ment de l'ensemble de la zone. On peut se demander en effet si tout le transit des eaux s'effectue à travers les cavités souterraines, et si leur étude à ce niveau fournit des résultats fidèles. Car, on sait que, dans les grottes situées dans cette zone, les écoulements tarissent périodiquement et que les collections d'eau s'assèchent parfois intégralement pendant les étiages estival et hivernal.

On devait donc s'interroger sur l'existence, dans la partie supérieure des karsts, de réserves d'eau pérennes susceptibles de jouer le rôle d'un milieu de vie permanent pour les biotes aquatiques hypogés. Certains auteurs ont mis en doute cette éventualité ; ils ont estimé que, dans bien des cas, les animaux aquatiques souterrains que l'on rencontre dans la partie supérieure de la zone d'infiltration des karsts reconnaissent une origine extérieure à ce karst, tel par exemple le milieu hypotelminorhéique.

C'est pourquoi il m'a paru important d'aborder le problème du peuplement par les Cyclopides de la zone d'infiltration, non plus en analysant un type de transit dont on ignore s'il est représentatif ou non, mais en recherchant une station favorable permettant de mettre en évidence la constitution et le peuplement de zones saturées dans la partie supérieure du karst.

Mes observations ont porté sur la fontaine pérenne de La Bièle ; l'analyse de cette station m'a permis de définir les principales caractéristiques d'un milieu saturé situé dans la zone d'infiltration ; j'ai ensuite tenté de préciser quels étaient les différents groupes de Crustacés que l'on rencontrait et quelle pouvait être l'importance et la structure des populations de Cyclopides.

II. FONTAINE DE LA BIÈLE.

Hameau de Cap-de-Sour, commune de Moulis, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000^e, Saint-Girons n° 5 : x = 501,1 ; y = 70,75 ; z = 750.

Cette résurgence, pénétrable en étiage sur un parcours de 50 mètres, s'ouvre à l'extérieur par un porche de 5 m de hauteur et de 1,50 m de largeur. La cavité se développe en un étroit couloir, le long d'une diaclase subverticale se rétrécissant graduellement. L'eau court sur un substratum rocheux creusé de place en place par de petites marmites d'érosion ; hormis quelques blocs rocheux, il n'existe aucun remplissage.

A. Géographie, géologie et hydrogéologie, physico-chimie.

1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE (22).

La partie nord du massif cristallin de Castillon est recouverte par une couverture de terrains d'âge secondaire formant une série s'étendant du Trias au Crétacé.

Cette série secondaire constitue le synclinal de Sourroque, orienté NW-SE, redressé et même renversé, sur la bordure SE du massif de Castillon. Au niveau de ce synclinal affleurent les formations carbonatées disposées suivant deux crêtes qui se rejoignent au point culminant du massif (Cap d'Aruille, 1252 m).

A chacune des bandes carbonatées correspondent des drainages aboutissant pour la barre occidentale à la source karstique de Moulis, et pour la barre orientale à la source d'Anglade à Aubert.

La fontaine de La Bièle se place sur la barre occidentale.

Entre ces formations carbonatées et le massif de Castillon, le Cénomaniens, transgressif, constitué par une formation détritique assez épaisse, a été profondément creusé par les eaux. C'est ainsi que, reliant entre elles la vallée du Lez, à Moulis, et la vallée d'Alos, toutes deux orientées SW-NE, s'est constituée une dépression orientée du NW au SE. Cette dépression se subdivise en deux vallées ; la première orientée SE-NW (vallée de Sour) se dirige vers la vallée du

Lez, la seconde, d'orientation NW-SE, est tributaire de la rivière d'Alos (fig. 34).

La fontaine karstique de La Bièle, située au contact des dolomies jurassiques et du Trias, participe à l'alimentation du ruisseau de Sour. Jaillissant à 750 m d'altitude, elle occupe une position très élevée dans la vallée du Sour car celle-ci débouche dans la vallée du Lez à 430 m d'altitude environ, en amont de Moulis.

2. HYDROGÉOLOGIE.

Le bassin versant de la fontaine de La Bièle appartient, tant par la composition des roches que du point de vue structural, à la série carbonatée qui est drainée vers l'exutoire de Moulis à 430 m d'altitude. En effet, bien que localisé en bordure de la barre calcaire, l'impluvium de La Bièle est situé dans les parties hautes de la série carbonatée.

En raison de sa position particulière, il importait donc de définir la nature de cet aquifère ainsi que ses relations éventuelles avec le système karstique de Moulis.

Dans ce but, de juillet 1969 à août 1970, les variations de débit de la source ont été suivies à partir de lectures sur une échelle limnimétrique ; depuis le 20 juin 1972, ces fluctuations sont enregistrées à l'aide d'un limnigraphe. J'essayerai dans un premier temps de définir les caractéristiques hydrologiques de la fontaine de La Bièle à partir des données actuellement en ma possession, puis je procéderai à l'analyse des limnigrammes et à l'exploitation des mesures limnimétriques.

a. Caractères hydrologiques.

La courbe de tarage obtenue pour la fontaine de La Bièle permet la transformation en valeurs de débits des données limnimétriques relevées durant la période du 5 juillet 1969 au 28 août 1970. En règle générale, les lectures de l'échelle ont été pratiquées de façon quotidienne ; cependant, ces lectures n'ont pas toujours été possibles ; néanmoins nous disposons de 247 points de mesures pour l'ensemble de la durée d'observations.

S'il est possible d'interpoler en période d'étiages, il n'en est pas de même lors des crues. En conséquence, la recherche du débit moyen pour cette période s'avère assez difficile.

La valeur de 56 l/s obtenue par calcul de la moyenne des points de mesure paraît nettement sur-

(22) PEYBERNÈS et SOUQUET (1972) donnent une étude stratigraphique et structurale particulièrement détaillée de cette région.

estimée lorsqu'elle est rapportée sur le relevé limnimétrique (fig. 44).

Une seconde méthode d'approche consiste à traiter les valeurs obtenues comme des variables aléatoires, puis à procéder à un traitement statistique pour déterminer la valeur moyenne de cette variable. Il se trouve que les valeurs de débit classées et cumulées répondent assez bien à une loi de répartition. Cette loi appliquée par MANGIN (1970 b) à plusieurs systèmes karstiques dont le débit moyen était connu,

dule spécifique est situé dans cette région entre 30 et 40 l/s/km², il en découle une valeur voisine de 1 km² pour le bassin versant de la fontaine. Cette donnée s'accorde avec ce que l'on sait de la structure géologique du secteur étudié.

b. Analyse des données limnigraphiques (21 juin au 11 octobre 1972).

La période étudiée comportant un étiage, il est possible par l'analyse des courbes de tarissement

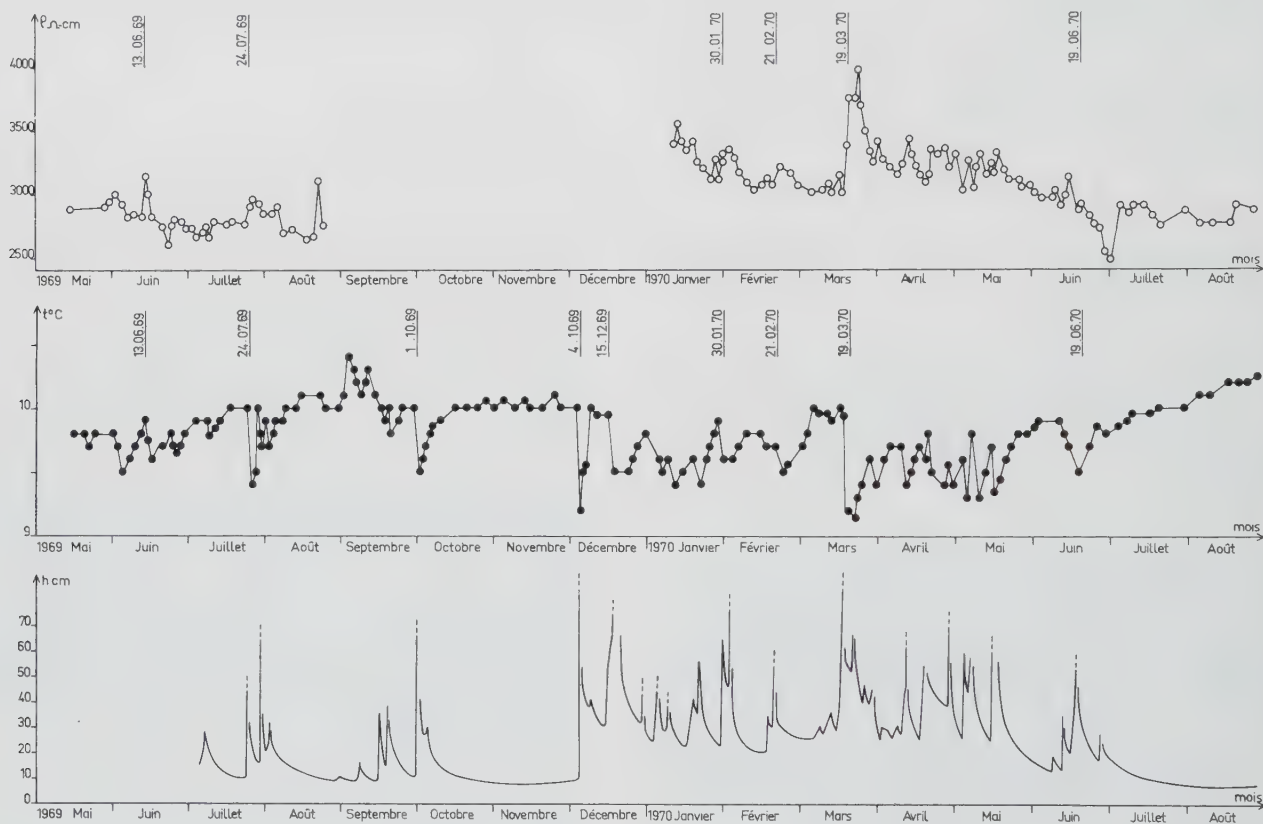


FIG. 44. — Fontaine de La Bièle : relevés limnimétriques (hauteurs d'eau en cm), variations de la température (t °C) et de la résistivité (en Ω-cm à 20°C) de mai à août 1970.

indique que le débit moyen statistique qu'elle permet de définir est sous-estimé dans la proportion du tiers de sa valeur réelle.

Le débit moyen statistique de la fontaine de La Bièle est de 26 l/s. Rapportée sur le relevé limnimétrique (fig. 44), cette valeur semble effectivement être sous-estimée. Aussi proposons-nous, compte tenu de toutes ces remarques, d'évaluer l'ordre de grandeur du débit moyen à 35 l/s.

A partir de cette estimation, il devient possible de rechercher la superficie approximative de l'impluvium de la fontaine de La Bièle. Sachant que le mo-

(fig. 45) de rechercher les valeurs du volume dynamique que l'on peut considérer, en première approximation, comme donnant une idée de la valeur des réserves. Par ailleurs, une estimation peut être proposée quant aux réponses de ce système karstique en fonction des précipitations (23).

(23) La comparaison des hydrogrammes obtenus avec ceux d'autres systèmes karstiques semble d'ores et déjà intéressante. Toutefois des enregistrements sur des périodes beaucoup plus longues paraissent nécessaires ; c'est pourquoi l'étude du système de La Bièle est poursuivie.

1) Etude des tarissements.

Deux périodes s'avèrent favorables pour une telle étude, la première correspond à la crue du 10 juillet 1972, suivie d'une décrue et d'un tarissement qui se sont poursuivis jusqu'au 13 août ; la seconde est relative à la crue du 15 septembre 1972 dont le tarissement a été observé jusqu'au 11 octobre.

2) Temps de réponse de la résurgence aux précipitations atmosphériques.

Pour la période d'observations, les comparaisons sont établies à partir des relevés de la station ONM d'Antichan, implantée à 6 km à vol d'oiseau de La Bièle. Dans ces conditions, les précipitations ne peuvent être utilisées que de façon relative en admettant

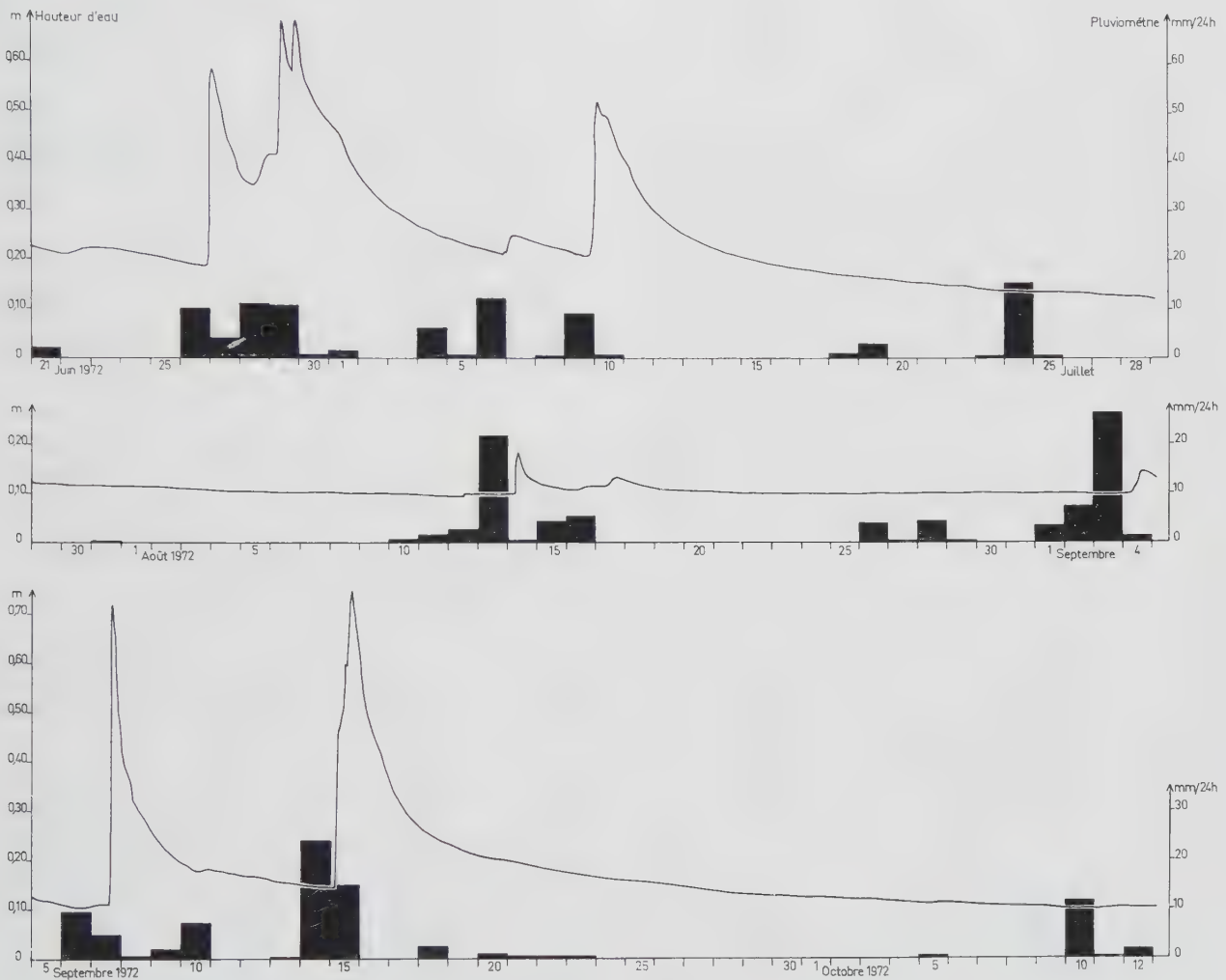


FIG. 45. — Fontaine de La Bièle : courbes de tarissement de juin à octobre 1972 (hauteurs d'eau en mètres) et pluviométrie (mm/24 h).

Pour la première période, la valeur du volume dynamique est estimée à 26 550 m³ ; pour la seconde elle serait égale à 24 300 m³. Ces deux résultats permettent d'évaluer à 25 000 m³ environ l'importance des masses d'eau qui alimentent La Bièle en régime non influencé.

que les relevés de la station d'Antichan donnent une bonne image des précipitations au niveau de la vallée du Sour.

Il s'avère tout d'abord que le système de La Bièle réagit à toutes les impulsions avec un retard qui n'excède pas vingt-quatre heures.

Lors des périodes perturbées, quand les précipitations s'étalent sur plusieurs journées, on constate que, au niveau de l'exutoire, apparaissent des crues successives, nettement séparées les unes des autres. Ces observations impliquent que la relation entre l'impulsion et l'effet produit sur les réserves est directe : le système de La Bièle ne présente pas d'inertie.

Pendant la période estivale, à la suite d'un tarissement assez prononcé, il convient de remarquer que les pluies de faible valeur demeurent pratiquement sans effets. Des pluies beaucoup plus abondantes se traduisent par des crues nettement inférieures à celles qui sont enregistrées au cours des périodes perturbées. Il résulte de ceci que l'évapotranspiration joue, durant cette époque, un rôle remarquable en soustrayant une bonne partie de l'eau qui, ainsi, ne participera pas à l'alimentation de La Bièle. Par contre, si des pluies se succèdent, malgré l'action de l'évapotranspiration, l'apport d'eau fourni aux réserves est important ; en suite de quoi, les crues deviennent alors relativement fortes.

3. DONNÉES PHYSICO-CHIMIQUES.

Les caractéristiques physico-chimiques des eaux de la fontaine de La Bièle sont relatives à la période comprise entre juillet 1969 et août 1970. L'évolution de certains paramètres peut être suivie en fonction des variations de débit de la source (fig. 44).

a. Relevés thermiques.

Les relevés de température furent réalisés à l'aide d'un thermomètre à mercure au 1/10°C du 16 mai 1969 au 28 septembre 1970.

Du 15 septembre 1969 au 29 juin 1970, tant en étiage qu'en période de crue, des enregistrements ont été effectués sur la température de l'eau et sur celle de l'air à l'intérieur de l'exutoire.

1) Cycle saisonnier.

Les moyennes mensuelles calculées à partir des relevés journaliers, ainsi que les valeurs extrêmes mensuelles (maximums et minimums) (24), prouvent

TABLEAU XXX.

Fontaine de La Bièle. Caractéristiques thermiques mensuelles.

Date	t°C			
	Moyenne	Maximum	Minimum	Amplitude
1969				
Juin	9,69	9,90	9,50	0,40
Juillet	9,84	10,00	9,40	0,60
Août	9,98	10,10	9,70	0,40
Septembre	10,07	10,40	9,80	0,60
Octobre	9,85	10,00	9,50	0,50
Novembre	10,01	10,10	10,00	0,10
Décembre	9,71	10,00	9,20	0,80
1970				
Janvier	9,57	9,80	9,40	0,40
Février	9,68	9,80	9,50	0,30
Mars	9,65	10,00	9,15	0,85
Avril	9,57	9,80	9,40	0,40
Mai	9,56	9,80	9,30	0,50

c. Relevés limnimétriques.

Les relevés limnimétriques effectués de juillet 1969 à août 1970 (fig. 44) mettent en évidence une analogie entre l'aquifère de La Bièle et les différents aquifères karstiques de la région. Ainsi, le système de La Bièle présente un cycle annuel du même type, comprenant une période de hautes eaux qui s'étend de décembre à juin et une période de basses eaux qui débute en juillet pour se terminer en novembre.

que les variations de la température de l'eau au niveau de l'exutoire sont étroitement liées avec celles de l'air extérieur. Les variations saisonnières peuvent être analysées grâce aux relevés thermiques mensuels consignés dans le tableau XXX.

(24) J'adresse mes remerciements à M. Claude ANDRIEUX, Ingénieur au C.N.R.S., qui a accepté de dépouiller les documents thermiques concernant les eaux de La Bièle.

Le maximum thermique mensuel moyen de l'eau de La Bièle s'est produit en septembre 1969, alors que la plus basse température moyenne fut atteinte en mai 1970. Au cours de la même période, juillet a été le mois le plus chaud et décembre le mois le plus froid.

Ainsi, on enregistre un retard de deux mois environ du maximum thermique de l'eau par rapport au maximum thermique de température de l'air extérieur ; un retard semblable s'observe pour les minimums thermiques.

Décembre et mars sont les mois durant lesquels on constate les plus fortes amplitudes thermiques (périodes de crues au cours de l'hiver et du printemps).

A titre documentaire, je donne les moyennes thermiques annuelles des eaux de La Bièle relatives au cycle juin 1969 - mai 1970, ainsi que les valeurs absolues :

— Moyenne annuelles :

moyenne = $9,76^{\circ}\text{C}$
maximum = $10,07^{\circ}\text{C}$
minimum = $9,56^{\circ}\text{C}$
amplitude = $0,51^{\circ}\text{C}$

— valeurs absolues :

maximum maximumum = $10,40^{\circ}\text{C}$ (3 septembre)
minimum minimumum = $9,15^{\circ}\text{C}$ (23 mars)
amplitude absolue = $1,25^{\circ}\text{C}$

Le maximum le plus élevé a été observé pendant l'étiage et l'extrême minimum, au cours d'une crue de la fin de l'hiver.

2) Cycle journalier.

Les eaux de La Bièle présentent des variations journalières de température ; encore que minimes,

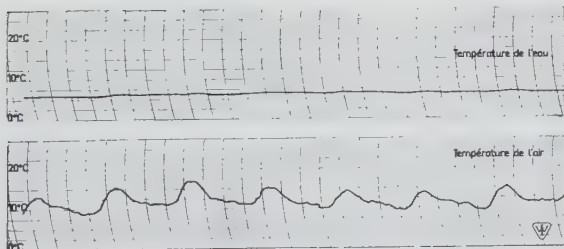


FIG. 46. — Fontaine de La Bièle : variation journalière de la température de l'eau au niveau de l'exutoire ; reproduction d'un enregistrement (en bas, variation de la température de l'air à l'intérieur de l'exutoire).

elles s'enregistrent parfaitement (fig. 46). Ces données nous conduisent à formuler quelques remarques.

La légère amplitude des variations journalières implique que l'influence du climat extérieur ne se fait pas sentir directement mais bien par l'intermédiaire de la roche encaissante (on sait que le calcaire possède une faible diffusivité thermique). On peut estimer que l'aquifère est situé à petite profondeur et que les eaux y circulent lentement. En effet, pour une profondeur maximale de trois à quatre mètres (25), les variations journalières de la température de la roche deviennent à peine perceptibles.

Compte tenu de la faible diffusivité thermique dans les calcaires, l'amplitude des variations thermiques doit être médiocre à cette profondeur. Si l'eau reste longtemps en contact avec la roche, un équilibre thermique s'établira entre les deux éléments ; on pourra alors observer une légère amplitude annuelle, avec également des variations journalières mais, cependant, assez peu marquées.

3) Période de crue.

C'est en période de crue qu'ont été relevées les plus fortes variations de température : $0,8^{\circ}\text{C}$ le 4 décembre 1969 et le 19 mars 1970. En règle générale,

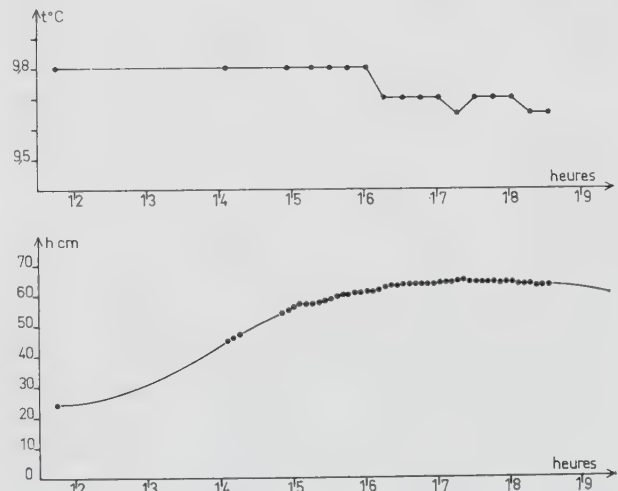


FIG. 47. — Fontaine de La Bièle : variation de la température de l'eau pendant une crue (en bas, hauteurs d'eau en cm).

on assiste à une diminution immédiate et rapide de la température au fur et à mesure que les débits s'accroissent (fig. 47) (de $9,8^{\circ}\text{C}$ à $9,65^{\circ}\text{C}$ le 30 janvier 1970, entre 16 h et 17 h ; début de la crue à 12 h). Après le passage de la pointe de crue, la température augmente pour tendre dans les jours qui

(25) SCHOELLER (1962, p. 232) indique deux mètres pour un substrat rocheux.

suivent vers une valeur voisine de celle qu'elle possédait avant le commencement de la montée des eaux.

Si l'on compare les variations de température obtenues en période de crue et celles observées en période d'étiage, on constate une mise en équilibre thermique de l'eau avec la roche beaucoup moins prononcée dans le premier cas que dans le second. Ceci suppose que les vitesses de transit seraient en

période d'étiage beaucoup plus lentes. Or, tenant compte de la courte durée des crues et de la rapidité de l'évacuation des eaux, le ralentissement des circulations en période d'étiage doit être mis en relation avec une baisse de la charge, alors que la réserve d'eau est encore importante.

La Bièle, dans ces conditions, apparaît comme un exutoire de débordement de ces réserves.

TABLEAU XXXI.
Caractéristiques physico-chimiques des eaux de la fontaine de La Bièle.

Date	t°C	pH	TAC°F	TH°F	THCa°F	SO ₄ --mg/l	Cl-mg/l
1971							
10.VIII....	10	7,6	18	21	14	5	3,5
17.....	10,2	7,4	20	24	17,5	5	3,5
24.....	10,6	7,6	20	21	18,5	8	6,5
31.....	10,1	7,3	20,5	20,5	15	3	4
7.IX.....	10,15	7,3	18,5	21,5	16,5	3	5
14.....		7,4	17,5	19	11,5	4	5
23.....		7,6	18,5	21	20	8	5
29.....	10,2	7,4	20	22,5	17	2	5,5
5.X.....	10,1	7,4	19,5	20	15,5	9	5
12.....	9,85	7,6	20	21	15,5	7	7
19.....	9,75	7,5	21	21,5	16	8	6
26.....	10,2	7,5	20	23	16	4	8
2.XI.....	9,75	7,7	21	21	15,5	6	4
9.....	9,75	7,6	20	23	16	4	5
16.....	9,85	7,6	18,5	19,5	15	4	5
23.....		7,65	17,5	18,5	16	4	4
30.....	9,85	7,6	20	20,5	18	6	5
7.XII....		7,6	20	20,5	17	5	4
14.....		7,5	19	20	16,5	5	5
21.....	9,2	7,3	19	20	16	5	5
1972							
4.I.....	9,75	7,2	18	19,5	16	5	4
12.....	9,35	7,2	18	19	16	5	4
18.....		7,4	18,5	20	16,5	5	5
25.....	9,8	7,2	17,5	18,5	15	5	3
26.....	10	7,2	19,5	23	17	8	3
1.II.....	9,9	7,3	18	19	16	5	5
8.....	9,4		18	19	16,5	5	4
15.....	9,7	7,7	17	19	11,5	4	5
22.....	9,6	8,1	19	22	15	5	4
29.....	9,2	7,7	18,5	21	14,5	5	3,5
7.III....	9,5	7,25	17,5	18	15	5	4
14.....	9,5		19	21,5	14	5	4
21.....	9,3	7,4	17,5	20,5	13,5	5	4
28.....	9,55	7					
4.IV....	9,4	7	15,5	16,5	12	4	4
11.....	9,25	7,3	19,5	21	14	5	4
12.....	9,5	7,3	20	21,5	17	5	4
13.....	9,75	7,3	20	21,5	19	5	4
14.....	9,25	7,4	18	21,5	17	6	3
18.....	9,45	7,5	17,5	20	16	5	3
25.....			17	19,5	16	5	4
2.V.....	9	7,4	17	20	15,5	5	4
9.....	9,2	7,05	18,5	22	17	6	3
16.....		7,1	17	19	16	5	4
23.....	9,4	7,2	17	19	15,5	5	4
30.....	9,75	7,3	18	19	16	5	4
7.VI....	9,6	7,3	18	20	16,5	5	5
13.....	9,4		18	20,5	17	5	4
20.....	9,7	7,4	20	22	20,5	7	4

Mesures effectuées par M. René ARMENGAUD.

b. Données chimiques.

1) Résistivité.

Les valeurs de la résistivité traduisent une minéralisation relativement élevée. En période de basses eaux, la résistivité se situe entre 2500 et 3000 Ω -cm (l'ordre de grandeur de la minéralisation serait de 250 mg/l), alors qu'en période de hautes eaux, la minéralisation décroît : les valeurs de la résistivité oscillent entre 3000 et 3500 Ω -cm et peuvent atteindre exceptionnellement 4000 Ω -cm.

Les crues sont marquées par des variations de la minéralisation qui, le plus souvent, sont de faible amplitude (fig. 44).

2) Autres caractéristiques.

Les résultats sont inscrits dans le tableau XXXI.

Les valeurs absolues extrêmes s'établissent comme suit :

— pH	: maximum = 8,1 (22 février 1972)
	: minimum = 7 (mars, avril 1972)
— TAC	: maximum = 21°F (octobre, nov. 1971)
	: minimum = 15,5°F (4 avril 1972)
— TH	: maximum = 24°F (17 juillet 1971)
	: minimum = 16,5°F (4 avril 1972)
— THCa	: maximum = 20,5°F (20 juin 1972)
	: minimum = 11,5°F (14 septembre 1971)
— SO ₄ ⁻	: maximum = 9 mg/l (5 octobre 1971)
	: minimum = 3 mg/l (août, sept. 1971)
— Cl ⁻	: maximum = 8 mg/l (26 octobre 1971)
	: minimum = 3 mg/l (janvier, avril 1972)

Il convient de noter que les teneurs en chlorures traduisent une évapotranspiration importante, ce qui implique que l'aquifère est assez superficiel et que, d'autre part, les circulations y sont relativement lentes ; cette conclusion rejoint les remarques indiquées au sujet des variations de la température.

4. CONCLUSIONS.

Les observations effectuées sur l'aquifère qui alimente la fontaine de La Bièle permettent de caractériser ce milieu qui occupe la partie supérieure de la zone d'infiltration des karsts :

— L'étude des débits de la source conduit à estimer à 1 km² la superficie du bassin versant et à 25 000 m³ le volume des réserves avant l'étiage estival. L'abondance de ces réserves autorise à conclure à la pérennité de ce milieu.

— La minéralisation qui est assez forte et les notables teneurs en chlorures traduisent, comme pour la source de Jouan-d'Arau, des circulations relativement superficielles et lentes.

Toutefois, les comparaisons que l'on peut établir avec l'aquifère de Jouan-d'Arau indiquent que, dans le cas de La Bièle, l'aquifère bien que moins superficiel le reste néanmoins suffisamment pour que la température présente des variations quotidiennes. En outre, les vitesses de circulation sont toujours plus rapides au niveau de La Bièle.

Ainsi est-on conduit à reconnaître l'existence, dans les parties hautes des massifs karstiques, d'un milieu saturé superficiel possédant des réserves d'eau non négligeables. En ce qui concerne La Bièle, en raison de la structure géologique, cet aquifère trouve un exutoire bien déterminé. Il est probable que, le plus souvent, ce sont les drains plus profonds des systèmes karstiques qui collectent les eaux de cet aquifère.

MANGIN (*in litt.*) admet l'existence de tels aquifères superficiels dans l'organisation des circulations d'eau au niveau des karsts ; il a proposé de les nommer « aquifères épikarstiques », les circulations sous-jacentes correspondant à des « aquifères eukarstiques ».

Si nous reprenons l'ensemble du massif de Sourroque, l'aquifère eukarstique de la barre carbonatée occidentale aurait comme exutoire la source de Moulis. La Bièle représenterait l'un des aquifères épikarstiques qui, dans le cas présent, déboucherait directement à l'extérieur.

Cette notion est *extrêmement importante* du point de vue écologique. En effet, si l'on a montré que les animaux aquatiques souterrains n'étaient pas limités, dans la zone d'infiltration, aux collections d'eau des grottes, si l'on a pu prouver qu'ils transitaient le long des systèmes de fissures et de fentes, le problème restait entier de savoir s'il existait à un quelconque niveau de cette zone d'infiltration des réserves d'eau susceptibles de servir d'habitat à la faune troglobie. On sait, en particulier, que certains auteurs ont émis l'hypothèse selon laquelle les animaux aquatiques souterrains récoltés dans la partie supérieure des karsts provenaient d'autres horizons aquatiques.

Les faits mis en évidence à La Bièle prouvent qu'il n'est pas nécessaire de faire appel à cette notion. *Nous pouvons admettre dorénavant qu'il existe, dans la partie supérieure des karsts, des horizons aquifères pérennes, susceptibles de constituer l'habitat d'une riche faune hypogée*, ce que nous essayerons de démontrer dans le paragraphe suivant de cet exposé.

B. Étude du peuplement.

La recherche des populations de Crustacés établies dans l'aquifère karstique drainé vers la fontaine de La Bièle a été réalisée au moyen de filtrages en con-

tinu (26) poursuivis du 16 mai 1969 au 29 juin 1970 ; jusqu'à ce jour, et faute d'un moyen d'investigation approprié, ces eaux n'avaient pas retenu l'attention des biospéologues. Les filtrages qui, en étiage, concernaient la quasi-totalité des eaux, ont été partiels pendant les périodes de hautes eaux ; les chiffres donnés plus loin ne présentent qu'une valeur quantitative approchée quant au nombre d'individus effectivement rejetés hors du système. De décembre 1969 à juin 1970, seuls certains prélèvements ont été retenus pour servir de base à cette étude écologique.

1. ASPECT QUALITATIF.

Outre les Crustacés, quelques Diplopodes, Collemboles, Acariens, Coléoptères (*Aphaenops*) et larves ont été également recueillis dans les filtrats. Je n'en tiendrai pas compte dans cette étude.

Liste faunistique.

1 — Ostracodes : **Pseudocandona* n. sp.

2 — Copépodes — Harpacticides : **Nitocrella subterranea*, **Ceuthonectes gallicus*, *Attheyella crassa*, *Bryocamptus zschokkei*, *Limocamptus echinatus* (Mrazek, 1893).

— Cyclopides : *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, **Speocyclops racovitzai sandetsi*, **Sp. anomalus*, **Graeteriella brehmi*.

3 — Syncarides : **Bathynelles*.

4 — Isopodes : **Stenasellus virei hussoni*.

5 — Amphipodes : **Niphargus gineti*, *Gammarus* sp.

Si l'on excepte le genre *Gammarus* uniquement représenté dans les eaux de la zone éclairée de la résurgence, les quinze Crustacés dénombrés appartiennent pour neuf d'entre eux à des espèces hypogées et pour les six autres à des espèces colonisant régulièrement les eaux souterraines.

La plupart des Crustacés hypogés de La Bièle se rencontrent aussi bien dans les terrains perméables en petit que dans les terrains perméables en grand, manifestant ainsi une assez large tolérance écologique ; c'est le cas de *Nitocrella subterranea* et de *Ceuthonectes gallicus* pour les Harpacticides, de *Speocyclops racovitzai sandetsi*, de *Sp. anomalus* et de *Graeteriella brehmi* pour les Cyclopides. La capture de *Bathynelles* et de *Niphargus gineti* confirme également la présence, déjà établie par ailleurs, de ces espèces dans les deux types de milieux, interstitiel et karstique.

Néanmoins, il convient de souligner que la forme karstique *Stenasellus virei hussoni* est seule rejetée au niveau de l'exutoire, à l'exclusion de toute forme interstitielle.

Si l'on compare, du point de vue qualitatif, la faune de La Bièle à celle qui peuple la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau, on relève une différence importante. En effet, *Antrocamptus longifurcatus*, *Microcharon rouchi* et *Stenasellus virei virei*, formes plus particulièrement liées dans les Pyrénées centrales aux biotopes interstitiels, n'ont jamais été capturés au niveau de La Bièle.

Les filtrages d'émergences s'avèrent donc constituer de précieux indicateurs sur la nature des aquifères. C'est ainsi que se confirme le caractère purement karstique du système de La Bièle qui, bien que superficiel comme celui de Jouan-d'Arau, est fondamentalement différent.

2. ASPECT QUANTITATIF.

a. Bilan quantitatif des Crustacés.

Les valeurs numériques des récoltes ont été regroupées dans le tableau XXXII sous forme de bilans mensuels.

Sur un total global de 85 229 Crustacés, les Cyclopides avec 68 092 individus réalisent 79,89 % de l'ensemble de la collection (entre 69,54 % et 88,53 % suivant les époques de récolte). L'étude de la population qu'ils constituent dans ce système karstique, en raison de l'abondance numérique des captures, sera abordée à la fin de ce chapitre.

Les Harpacticides sont représentés dans la proportion moyenne de 19,30 %. En revanche, les autres groupes de Crustacés (Ostracodes, Syncarides, Isopodes, Amphipodes) ont donné un faible nombre d'individus ce qui ne permet pas de présumer de l'importance de leurs populations ; ils offrent, dans le cas de La Bièle, un intérêt uniquement qualitatif.

Il convient néanmoins de mentionner la richesse des récoltes prises dans leur ensemble, richesse inhabituelle si l'on se réfère aux publications antérieures de ROUCH (1968 a) et de DELAY (1968, 1969). Les exemples choisis par ces auteurs concernaient tous des stations situées dans des grottes creusées au sein de la zone d'infiltration et où les écoulements ne sont que temporaires. Ces exemples n'offrent qu'un aspect particulier du phénomène d'infiltration.

L'étude hydrogéologique de la fontaine de La Bièle a permis de démontrer la présence, dans la zone d'infiltration, de réserves d'eau non négligeables, réserves qui constituent l'habitat d'une faune relativement abondante si l'on en juge par le nombre d'animaux

(26) Caractéristiques des filets : gaze à bluter à maille de 95 μ ; 45 cm de diamètre d'ouverture, 120 cm de longueur.

qui ont été capturés. Ces observations permettent de penser que ces données écologiques fourniront une image satisfaisante du peuplement global de l'ensem-

lyse faunistique quantitative), ainsi que la courbe des relevés limnimétriques au niveau de la résurgence ; en mai et en juin 1969, mois précédant l'implantation

TABLEAU XXXII.

Fontaine de La Bièle. Analyse quantitative mensuelle des Crustacés récoltés de mai 1969 à juin 1970 et pourcentages de chacun des groupes.

Mois	O. %	H. %	C. %	B. %	St. %	N. %	Total
1969							
Mai		117 17,91	486 74,42		29 4,44	21 3,21	653
Juin	2 0,01	1330 10,76	10 825 87,59	10 0,08	110 0,89	81 0,65	12 358
Juillet	1 0,03	496 19,12	2056 79,25		23 0,88	18 0,69	2594
Août		440 28,77	1064 69,58		10 0,65	15 0,98	1529
Septembre		351 10,78	2881 88,53		4 0,12	18 0,55	3254
Octobre		318 11,10	2522 88,08	1 0,03	12 0,42	10 0,35	2863
Novembre		28 12,44	195 86,66			2 0,88	225
Décembre	5 0,06	2076 8,50	5166 70,94		20 0,27	15 0,20	7282
1970							
Janvier	6 0,04	3430 24,04	10 754 75,38	3 0,02	30 0,21	43 0,30	14 266
Février	2 0,02	1194 12,01	8678 87,35	3 0,03	28 0,28	29 0,29	9934
Mars		1459 15,16	8110 84,26	1 0,01	16 0,16	38 0,39	9624
Avril	2 0,01	3556 23,91	11 262 75,74		18 0,12	30 0,20	14 868
Mai		1390 30,26	3194 69,54	1 0,02	4 0,08	4 0,08	4593
Juin		266 22,42	899 75,80		13 1,09	8 0,67	1186
Total	18 0,02	16 451 19,30	68 092 79,89	19 0,02	317 0,37	332 0,38	85 229

O : Ostracodes ; H : Harpacticides ; C : Cyclopidés ; B : Bathynelles ; St : *Stenasellus* ; N : *Niphargus*.

ble d'un système superficiel et, en outre, permettront de comprendre l'origine des animaux recueillis par filtrage au niveau des cavités, creusées au-dessous, de la zone d'infiltration.

b. Etude des sorties quotidiennes de Crustacés.

1) Comparaison avec les valeurs de débit.

En période de crue, lorsqu'il était possible d'accéder au filet, les prélèvements ont été effectués tous les jours ; en étiage, deux ou trois jours séparaient chaque relevé. La figure 48 fait apparaître les résultats des filtrats (les tirets sur l'axe des abscisses traduisent les époques n'ayant pas fait l'objet d'une ana-

lyse faunistique quantitative), ainsi que la courbe des relevés limnimétriques, j'ai indiqué par un trait les jours de montée des eaux.

Différents points découlent de l'analyse de cette figure :

— Chaque augmentation du débit de la résurgence provoque une recrudescence du nombre de Crustacés expulsés. La période s'étendant du 20 juillet à octobre 1969 est particulièrement significative ; pendant cette période, six crues ont déclenché autant de sorties massives d'animaux.

— Le nombre d'individus recueillis dans les filtrats diminue rapidement au cours de la décrue (mois d'août à octobre 1969 ; du 10 mai au 9 juin 1970).

— Pendant les hautes eaux hivernales et printanières (mai et juin 1969, décembre 1969 à juin 1970) les prélèvements demeurent quantitativement abondants tout au long des crues successives. La récolte la plus riche de l'ensemble de la collection (5567 Crustacés dont 5090 Cyclopides en vingt-quatre heures, du 29 au 30 avril 1970) correspond à une des dernières crues de l'hiver 1969-1970. Cette observation permet d'affirmer que ces « hémorragies » permanentes n'affectent pas l'équilibre des populations installées à l'intérieur du système ce qui conduit à

gerons de façon plus détaillée leurs modalités au cours d'une crue.

L'expulsion maximale de Crustacés est sensiblement synchrone de la montée des eaux ; cette simultanéité est particulièrement frappante dans le cas de crues isolées survenant après un étiage : telles sont les crues du 24 juillet, du 16 septembre et du 4 décembre 1969, par exemple (fig. 48).

L'étude de la journée du 30 janvier 1970 est fort significative (fig. 49). Cette journée a été marquée par

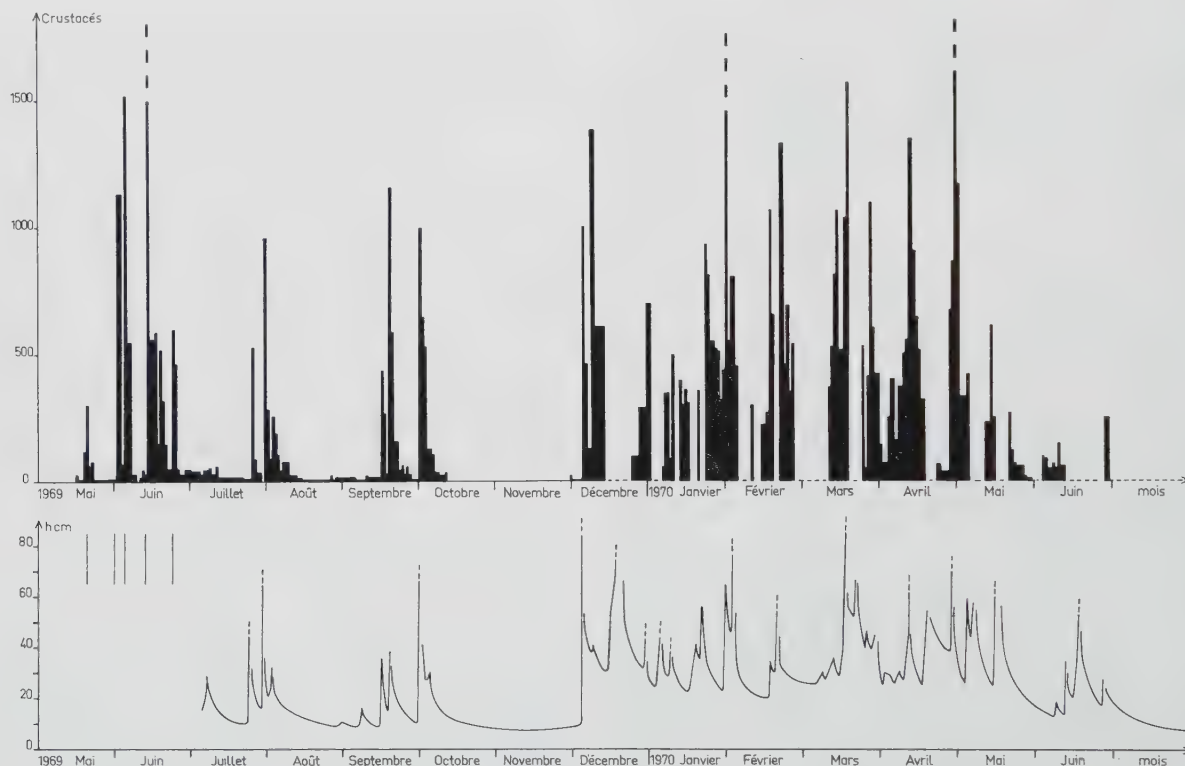


FIG. 48. — Fontaine de La Bièle : nombre de Crustacés récoltés chaque jour et relevés limnimétriques. Les périodes n'ayant pas fait l'objet d'une analyse quantitative sont indiquées par des tirets. En mai et en juin 1969, les dates de crues sont signalées par un trait.

estimer que le peuplement souterrain est extrêmement dense.

Nous dirons, à titre de conclusion, qu'à chaque augmentation de débit correspond une expulsion de Crustacés ; en outre, le nombre de ceux-ci reste élevé même au cours de crues successives. Il se chiffre fréquemment par plus de mille individus en vingt-quatre heures de filtrage (fig. 48).

2) Modalités des sorties au cours d'une crue.

Après avoir indiqué comment s'effectuaient, de façon générale, les sorties d'animaux, nous envisa-

une crue soudaine provoquée par des chutes de pluie qui ont débuté aux premières heures de la matinée. A 12 heures, le Sour est déjà en crue du fait de l'apport d'eau de ses affluents de rive gauche ; à ce moment La Bièle accuse un débit de $0,03 \text{ m}^3/\text{s}$; à 14 h, ce débit est égal à $0,07 \text{ m}^3/\text{s}$; il passe par un maximum supérieur à $0,2 \text{ m}^3/\text{s}$ entre 17 h et 18 h. La décrue est nettement amorcée dès 18 h 30 ($0,18 \text{ m}^3/\text{s}$).

Une série de prélèvements effectués entre 12 h et 18 h 30 (de 12 à 14 h, de 14 à 15 h, toutes les demi-heures à partir de 15 h) a fourni au total 6692 Crustacés, dont 6066 Cyclopides.

La superposition de la courbe des débits et de l'histogramme représentant le nombre de Crustacés expulsés établit que l'« hémorragie » a commencé pendant la période d'accroissement des débits, au début de la crue. La récolte la plus abondante (1351 Crustacés, dont 1266 Cyclopidés) est celle qui a été

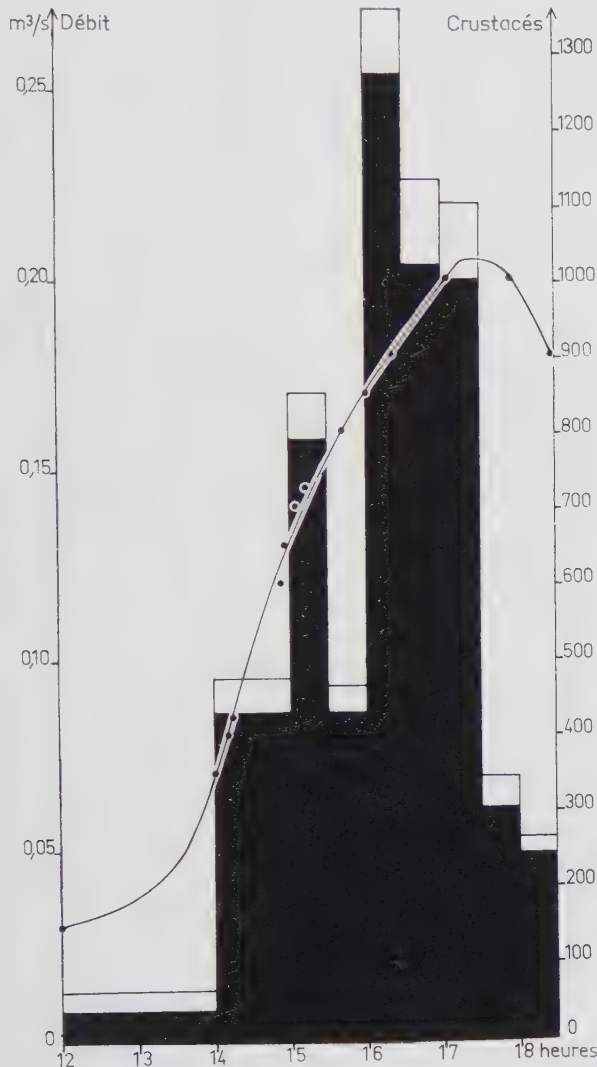


FIG. 49. — Fontaine de La Bièle : comparaison entre les sorties de Crustacés et le débit de la source pour la journée du 30 janvier 1970.

Sur l'histogramme, les Cyclopidés sont figurés en noir.

réalisée entre 16 h et 16 h 30, période qui précède le moment où la courbe des débits atteint son maximum (entre 17 h et 17 h 30). Dès la décrue, les prélèvements s'appauvrissent (345 et 266 Crustacés, dont 303 et 246 Cyclopidés entre 17 h 30 et 18 h 30).

c. Estimation du nombre réel de Crustacés expulsés au cours des crues.

On sait que les filtrages de courte durée fournissent, quant aux « hémorragies », des résultats quantitatifs beaucoup plus proches de la réalité que des filtrages d'une durée de vingt-quatre heures par exemple (ROUCH, 1970 a). Cette observation se confirme au niveau de l'exutoire de La Bièle par l'examen de neuf prélèvements d'une durée totale de six heures et demie, effectués le 30 janvier 1970. Le nombre de Crustacés récoltés s'est avéré très supérieur à celui de chacun des autres prélèvements analysés. C'est pourquoi l'estimation du nombre de Crustacés réellement entraînés hors du système de La Bièle sera réalisée en se reportant aux prélèvements du 30 janvier 1970.

La surface d'ouverture du filet est de 1600 cm². Connaissant à tout moment le niveau de l'eau (H) dans la résurgence par lecture directe sur l'échelle limnimétrique, ainsi que la largeur moyenne de la galerie au niveau du filet (80 cm), j'ai calculé la surface de la section de galerie occupée par l'eau. Il est alors possible de déterminer un coefficient de filtrage :

$$\frac{\text{section de la galerie (SG)}}{\text{surface d'ouverture du filet (SF)}}$$

Négligeant ici le fait que les vitesses du courant ne sont pas identiques dans les différents secteurs de la galerie, on peut admettre que le nombre réel de Crustacés expulsés (E) est égal au nombre d'individus capturés (C) que multiplie le coefficient de filtrage. Ce coefficient a été évalué pour chaque prélèvement au moment où le filet était mis en place.

Sur le tableau XXXIII sont indiquées les différentes données ayant servi à l'établissement de cette estimation, ainsi que les résultats obtenus.

Les chiffres de 19 264 Crustacés, dont 17 579 Cyclopidés sont près de trois fois supérieurs à ceux obtenus par le tri des filtrats : 6692 Crustacés, dont 6066 Cyclopidés.

Cette estimation prouve que les résultats de l'analyse faunistique quantitative indiqués par ailleurs sont très inférieurs aux valeurs réelles de l'« hémorragie », en périodes de hautes eaux. Des contrôles ultérieurs seront nécessaires pour quantifier de façon aussi précise que possible les pertes subies par les populations hypogées occupant le système karstique de La Bièle.

d. Etude des Cyclopidés.

Le nombre très élevé de Cyclopidés récoltés a incité à poursuivre une étude plus approfondie ; l'analyse des sorties des copépodites de *Speocyclops raco-*

TABLEAU XXXIII.

*Fontaine de La Bièle.**Estimation des sorties réelles de Crustacés pendant la journée du 30 janvier 1970.*

Heure	Hcm	SGcm ²	Coefficient	Crustacés		Cyclopidés	
				C	E	C	E
12-14.....	24	1920	1,20	255	306	160	192
14-15.....	45	3600	2,25	934	2101	855	1924
15-15.30...	55	4400	2,75	851	2340	790	2172
15.30-16...	58,5	4680	2,92	465	1358	427	1247
16-16.30...	61	4880	3,04	1351	4107	1266	3847
16.30-17...	63,5	5080	3,17	1127	3573	1021	3237
17-17.30...	64	5120	3,20	1098	3514	998	3194
17.30-18...	64,5	5160	3,23	345	1114	303	979
18-18.30...	64	5120	3,20	266	851	246	787
Total.....				6692	19 264	6066	17 579

vitai sandetsi et de *Graeteriella brehmi* a permis, en particulier, la mise en évidence d'un cycle de reproduction chez ces deux espèces. Dans le présent para-

graphe, j'analyserai la composition de la population de Cyclopidés, ainsi que celle de chacune des cinq espèces présentes.

TABLEAU XXXIV.

Fontaine de La Bièle. Analyse quantitative mensuelle des Cyclopidés récoltés de mai 1969 à juin 1970.

Mois	Sp. r. %/H	G. b. %/H	Sp. a. %/H	Total Hypogés	P. f. %/E	E. s. %/E	Total général	% Sp. r	% G. b.	% Sp. a.	% Hypogés
1969											
Mai.....	215 60,05	143 39,94		358	60 46,87	68 53,12	486	44,23	29,42		73,66
Juin.....	4693 54,04	3979 45,81	12 0,13	8684	1173 54,78	968 45,21	10 825	43,35	36,75	0,11	80,22
Juillet.....	993 67,92	464 31,73	5 0,34	1462	158 26,59	436 73,40	2 056	48,29	22,56	0,24	71,10
Août.....	374 41,46	524 58,09	4 0,44	902	63 38,88	99 61,11	1 064	35,15	49,24	0,37	84,77
Septembre	1073 73,79	369 25,37	12 0,82	1454	312 21,86	1115 78,13	2 881	37,24	12,80	0,41	50,46
Octobre...	991 64,81	534 34,92	4 0,26	1529	182 18,32	811 81,67	2 522	39,29	21,17	0,15	60,62
Novembre.	52 96,29	2 3,70		54	49 34,75	92 65,24	195	26,66	1,02		27,69
Décembre.	2491 65,46	1275 33,50	39 1,02	3805	255 18,73	1106 81,26	5 166	48,21	24,68	0,75	73,65
1970											
Janvier....	4911 68,81	2171 30,41	55 0,77	7137	1374 37,78	2243 62,01	10 754	45,66	20,18	0,51	66,36
Février...	3732 69,48	1597 29,73	42 0,78	5371	1291 39,03	2016 60,96	8 678	43,00	18,40	0,48	61,89
Mars.....	3239 64,63	1737 34,66	35 0,69	5011	1170 37,75	1929 62,24	8 110	39,93	21,41	0,43	61,78
Avril.....	4305 53,92	3639 45,57	40 0,50	7984	1589 48,47	1689 51,52	11 262	38,22	32,31	0,35	70,89
Mai.....	1375 52,34	1232 46,89	20 0,76	2627	201 35,44	366 64,55	3 194	43,04	38,57	0,62	82,24
Juin.....	254 68,83	115 31,16		369	185 34,90	345 65,09	899	28,25	12,79		41,04
Total.....	28 698 61,39	17 781 38,03	268 0,57	46 747	8 062 37,76	13 283 62,23	68 092	42,14	26,11	0,39	68,65

1) Structure de la population.

Trois espèces troglobies (*Speocyclops racovitzai sandetsi*, *Sp. anomalus*, *Graeteriella brehmi*), et deux espèces troglaphiles (*Paracyclops fimbriatus* et *Eucyclops serrulatus*) peuplent l'aquifère de la fontaine de La Bièle.

Les résultats des prélèvements quotidiens, regroupés mensuellement, sont notés dans le tableau XXXIV.

Sur un total de 68 092 Cyclopidés, 46 747 individus appartiennent à des espèces hypogées et 21 345 à des espèces d'origine épigée ; ils représentent respectivement 68,65 % et 31,35 % de l'ensemble de la population.

Les proportions calculées des espèces sont les suivantes : 42,14 % pour *Sp. racovitzai sandetsi*, 0,39 % pour *Sp. anomalus*, 26,11 % pour *G. brehmi*, 11,83 % pour *P. fimbriatus* et 19,50 % pour *E. serrulatus*.

Les relevés mensuels dénotent des variations importantes dans ces pourcentages. C'est pourquoi, j'analyserai d'une part les valeurs relatives aux périodes de hautes eaux (mai et juin 1969 ; décembre 1969 à mai 1970), et d'autre part celles de l'étiage estival (juillet à novembre 1969).

Pendant les hautes eaux hivernales et printanières, les pourcentages des espèces hypogées oscillent entre 61,78 % et 82,24 % (valeur moyenne : 69,63 %) ; les écarts par rapport à la moyenne sont d'environ 10 %. En revanche, en étiage, les valeurs s'écartent très sensiblement de cette moyenne, le pourcentage minimal étant de 27,69 % et le pourcentage maximal, de 84,77 %.

Afin de fournir une explication satisfaisante de ces données, j'ai indiqué sur la figure 50, et pour chaque prélèvement ayant fourni plus de vingt Cyclopidés par vingt-quatre heures, la proportion de formes hypogées par rapport au total des individus récoltés ; j'ai également dressé la courbe correspondant aux relevés limnimétriques. Ces observations conduisent à formuler les conclusions suivantes : à la période de hautes eaux correspondent des pourcentages partiels légèrement supérieurs à la moyenne de 70 % ; le bref étiage hivernal de février 1970 est caractérisé par une légère chute de ces pourcentages, qui sont de l'ordre de 50 %. Au cours des crues de l'étiage estival, dont les valeurs quotidiennes sont inférieures à 50 %, les pourcentages dépassent la moyenne de 70 % ; ils sont donc très comparables aux valeurs établies pour la période de hautes eaux du début de l'année 1970.

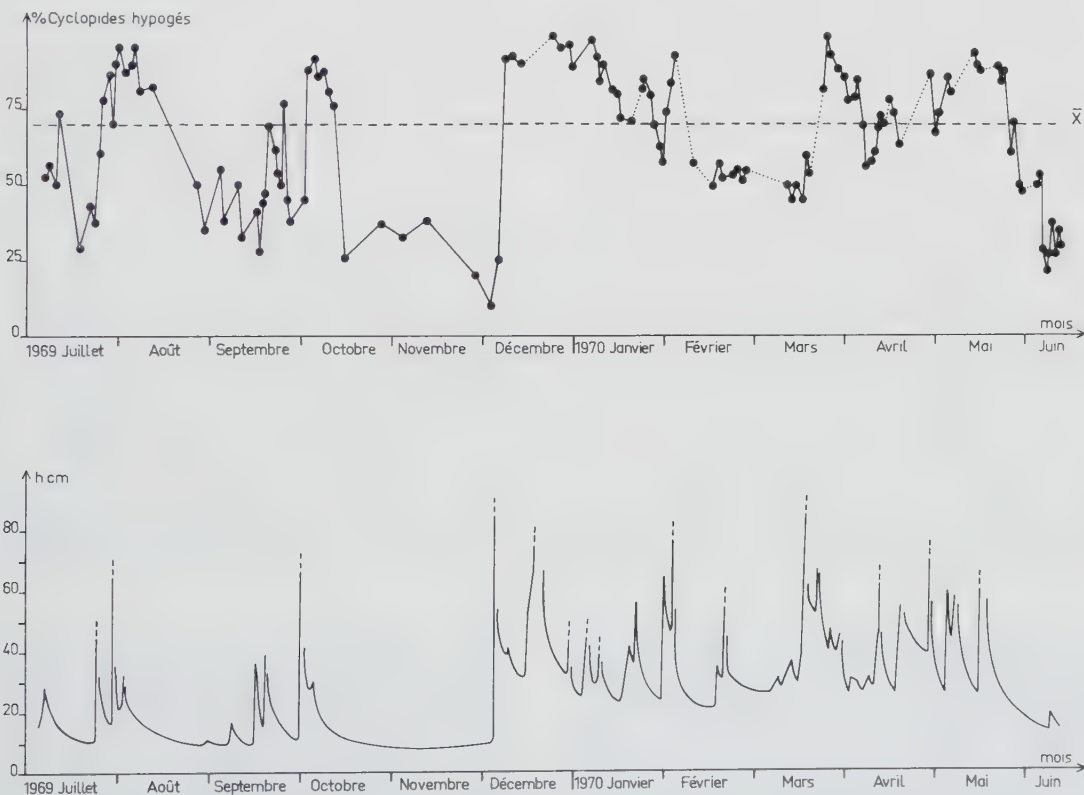


FIG. 50. — Fontaine de La Bièle : pourcentage de Cyclopidés hypogés par rapport au nombre total de Cyclopidés, et relevés limnimétriques.

Aussi pouvons-nous supposer que, pendant les périodes de hautes eaux et de crues en général, les récoltes fournissent une indication correcte sur l'équilibre réalisé entre espèces hypogées et épigées vivant dans ce système karstique. Le pourcentage moyen des formes hypogées serait ainsi voisin de 70 %, avec des écarts par rapport à la moyenne de 10 % environ.

Au moment des hautes eaux hivernales et printanières, le pourcentage de *Sp. racovitzai sandetsi* varie de 52,34 % à 69,48 %, celui de *G. brehmi* varie de 29,73 % à 46,89 % ; dans les deux cas, l'écart par rapport à la valeur moyenne est de 10 % au maximum. Par contre, des variations de très grandes amplitudes apparaissent si l'on considère les pourcentages de chaque espèce pendant les mois d'étiage de

TABLEAU XXXV.

Fontaine de La Bièle. Etude numérique de *Speocyclops racovitzai sandetsi*
d'après les récoltes effectuées de mai 1969 à juin 1970.

Mois	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total C	Total
	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	
1969										
Mai	77 55,79	61 44,20	138 64,18			14 18,18	38 49,35	25 32,46	77 35,81	215
Juin.....	1772 58,07	1279 41,92	3051 65,01	49 2,98	104 6,33	334 20,34	697 42,44	458 27,89	1642 34,98	4693
Juillet.....	384 61,44	241 38,56	625 62,94	46 12,50	46 12,50	80 21,73	122 33,15	74 20,10	368 37,05	993
Août.....	80 55,94	63 44,05	143 38,23	24 10,38	65 28,13	65 28,13	47 20,34	30 12,98	231 61,76	374
Septembre...	220 50,57	215 49,42	435 40,50	35 5,48	148 23,19	213 33,38	166 26,01	76 11,91	638 59,45	1073
Octobre.....	318 62,72	189 37,27	507 51,16	11 2,27	73 15,08	174 35,95	155 32,02	71 14,66	484 48,83	991
Novembre....	28 87,50	4 12,50	32 61,53		1 5,00	3 15,00	8 40,00	8 40,00	20 38,46	52
Décembre....	498 52,92	443 47,07	941 37,77	319 20,58	311 20,06	355 22,90	393 25,35	172 11,09	1550 62,22	2491
1970										
Janvier	920 56,02	722 43,97	1642 33,43	1113 34,04	1009 30,86	428 13,09	466 14,25	253 7,73	3269 66,56	4911
Février.....	1099 62,72	653 37,27	1752 46,94	234 11,81	436 22,02	524 26,46	501 25,30	285 14,39	1980 53,05	3732
Mars.....	974 62,31	589 37,68	1563 48,28	213 12,70	242 14,43	505 30,13	485 28,93	231 13,78	1676 51,74	3239
Avril.....	1130 62,95	665 37,04	1795 41,69	847 33,74	506 20,15	465 18,52	462 18,40	230 9,16	2510 58,30	4305
Mai	293 56,45	226 43,54	519 37,74	289 33,76	169 19,74	156 18,22	155 18,10	87 10,16	856 62,25	1375
Juin.....	73 54,07	62 45,92	135 53,14	6 5,04	11 9,24	20 16,80	47 39,49	35 29,41	119 46,85	254
Total.....	7 866	5 412	13 278	3 186	3 121	3 336	3 742	2 035	15 420	28 698
%.....	59,24	40,75	46,26	20,66	20,23	21,63	24,26	13,19	53,73	

Les espèces hypogées, numériquement dominantes, se répartissent entre elles de la façon suivante : 61,39 % de *Speocyclops racovitzai sandetsi*, 0,57 % de *Sp. anomalus* et 38,03 % de *Graeteriella brehmi*. *Speocyclops anomalus* est toujours pauvrement représenté dans les filtrats (1,02 % au maximum, en décembre 1969).

L'année 1969 : *Sp. racovitzai sandetsi* atteint 96,29 %, en novembre, et *G. brehmi* 68,09 %, en août.

L'étude des pourcentages de ces espèces pendant deux périodes de crues de l'étiage de 1969 fournit des renseignements complémentaires :

Crues du 25 juillet au 12 août : 2126 Cyclopidés hypogés (dont 9 *Speocyclops anomalus*).

- 1204 *Sp. racovitzai sandetsi*, soit 56,63 %.
- 913 *G. brehmi*, soit 42,94 %.

Crues du 16 septembre au 10 octobre : 2816 Cyclopidés hypogés (dont 16 *Sp. anomalus*).

- 1916 *Sp. racovitzai sandetsi*, soit 68,54 %.
- 884 *G. brehmi*, soit 30,89 %.

faibles (10 % environ). Quant à *Sp. anomalus*, le nombre d'individus récoltés est négligeable par rapport à celui des deux autres espèces.

En ce qui concerne les espèces d'origine épigée, *Paracyclops fimbriatus* et *Eucyclops serrulatus*, elles interviennent pour 31,35 % dans la collection de Cyclopidés analysée. Un équilibre moyen s'établit entre elles dans ces proportions : 37,76 % de *P. fim-*

TABLEAU XXXVI.

Fontaine de La Bièle. Etude numérique de *Graeteriella brehmi*
d'après les récoltes effectuées de mai 1969 à juin 1970.

Mois	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total C	Total
	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	
1969										
Mai	39	65	104		3	7	25	4	39	143
	37,50	62,50	72,72		7,69	17,94	64,10	10,25	27,27	
Juin	890	1667	2557	52	126	405	767	72	1422	3979
	34,80	65,19	64,26	3,65	8,86	28,48	53,93	5,06	35,73	
Juillet	113	169	282	10	22	38	104	8	182	464
	40,07	59,92	60,77	5,49	12,08	20,87	57,14	4,39	39,22	
Août	114	184	298	5	15	63	133	10	226	524
	38,25	61,74	56,87	2,21	6,63	27,87	58,84	4,42	43,12	
Septembre...	54	172	226	3	7	33	95	5	143	369
	23,89	76,10	61,24	2,09	4,89	23,07	66,43	3,49	38,75	
Octobre	124	203	327	6	19	72	104	6	207	534
	37,92	62,07	61,23	2,89	9,17	34,78	50,20	2,89	38,76	
Novembre ...						1	1			2
Décembre...	281	366	647	62	151	176	213	26	628	1275
	43,43	56,56	50,74	9,87	24,04	28,02	33,91	4,14	49,25	
1970										
Janvier	419	458	877	188	445	341	286	34	1294	2171
	47,77	52,22	40,39	14,52	34,28	26,35	22,10	2,62	59,60	
Février	411	582	993	85	129	127	258	5	604	1597
	41,38	58,61	62,17	14,07	21,35	21,02	42,71	0,82	37,82	
Mars	372	535	907	204	202	167	249	8	830	1737
	41,01	58,98	52,21	24,57	24,33	20,12	30,00	9,6	47,78	
Avril	640	777	1417	435	731	525	520	11	2222	3639
	45,16	54,83	38,93	19,57	32,89	23,62	23,40	0,49	1,06	
Mai	234	311	545	189	196	119	177	6	687	1232
	42,93	57,06	44,23	27,51	28,52	17,32	25,76	0,87	55,76	
Juin	27	51	78		5	7	24	1	37	115
	34,61	65,38	67,82		13,51	18,91	64,86	2,70	32,17	
Total	3718	5540	9258	1239	2051	2081	2956	196	8523	17 781
%	40,15	59,84	52,06	14,53	24,06	24,41	34,68	2,29	47,93	

Ainsi, au cours des périodes de crues, les proportions des espèces hypogées entre elles s'inscrivent entre les valeurs maximale et minimale obtenues pendant les hautes eaux hivernales et printanières. Nous pouvons donc admettre que les Cyclopidés hypogés de La Bièle se distribuent de la manière suivante : 60 % de *Sp. racovitzai sandetsi*, 40 % de *G. brehmi* avec, par rapport à la moyenne, des écarts assez

briatus (de 18,32 % à 54,78 %) et 62,23 % d'*Eucyclops serrulatus* (de 45,21 % à 81,67 %), soit, dans les deux cas, un écart à la moyenne de 20 % environ.

En conclusion, la stabilité des proportions entre Cyclopidés hypogés et épigés d'une part, entre les différentes espèces d'autre part, permet de penser que les échantillons recueillis à La Bièle au moment

des crues fournissent une image satisfaisante de la structure de la population.

Par ailleurs, il est intéressant de souligner que l'équilibre réalisé entre *Speocyclops racovitzai sandetsi* et *Graeteriella brehmi* est comparable à celui qui a été mis en évidence pour la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau : 58,47 % de *Sp. racovitzai sandetsi* et 41,52 % de *G. brehmi* (59,95 % et 41,52 % à La Bièle).

2) Composition spécifique ; évaluation de la sex-ratio.

— *Speocyclops racovitzai sandetsi*.

La composition des récoltes de 28 698 exemplaires de *Speocyclops racovitzai sandetsi* (42,14 % de la population) figure sur le tableau XXXV.

Les adultes, au nombre de 13 278 individus, représentent 46,26 % de l'ensemble ; ils se répartissent en 7866 mâles (59,24 %) et 5412 femelles (40,75 %). Les individus correspondant aux stades copépodites, au nombre de 15 420, constituent 53,73 % du total des *Sp. racovitzai sandetsi*. Nous avons dit que les pourcentages respectifs de chaque stade varient suffisamment en cours d'année pour qu'il soit possible de mettre en évidence une périodicité de reproduction chez cette espèce.

Les mâles sont régulièrement plus nombreux que les femelles : leur pourcentage oscille entre 52,92 % et 62,95 % alors que celui des femelles se situe entre 37,04 % et 50,08 %, pendant les périodes de hautes eaux, l'écart par rapport à la valeur moyenne étant égal à 10 % environ. Dans l'aquifère de La Bièle, la sex-ratio peut donc être évaluée à 60 % de mâles et 40 % de femelles.

— *Graeteriella brehmi*.

Sur le tableau XXXVI figure la répartition des 17 781 *Graeteriella brehmi* recensées (26,11 % de la population). 9258 adultes et 8523 copépodites composent cette collection, soit respectivement 52,06 % et 47,93 %.

La proportion des trois premiers stades copépodites demeure toujours inférieure à 30 % de l'ensemble des copépodites. Par contre, on enregistre un fort pourcentage de copépodites IV : 34,68 % en moyenne ; les exemplaires correspondant à ce stade sont donc fréquemment en excès par rapport aux autres stades. Les copépodites V constituent seulement 2,27 % des individus juvéniles. Faut-il voir là un indice en faveur de l'existence d'un stade de latence au niveau du copépodite IV ? Rappelons que, chez les Cyclopides épigés des eaux temporaires, ce sont les copépodites IV qui correspondent aux stades

de vie latente en assurant ainsi la pérennité de l'espèce.

Tout au long de l'année, chaque stade copépodite est présent dans les filtrats ; néanmoins, le pourcentage des différents stades se modifie de mois en mois, en relation avec les deux périodes de reproduction maximale.

Les proportions respectives entre mâles et femelles restent relativement stables ; 3718 mâles ont été décomptés (40,15 %) pour 5540 femelles (59,84 %). En période de hautes eaux, ces pourcentages varient de 34,80 % à 47,77 % pour les mâles, et de 52,22 % à 65,19 % pour les femelles, soit dans les deux cas un écart de 10 % environ par rapport à la valeur moyenne. La sex-ratio serait donc voisine de 40 % de mâles et 60 % de femelles.

— *Speocyclops anomalus*.

Les Cyclopides appartenant à l'espèce *Speocyclops anomalus* ne représentent que 0,39 % de la collection, avec seulement 268 exemplaires répartis de la façon suivante : 5 mâles, 137 femelles, 20 copépodites I, 9 copépodites II, 27 copépodites III, 35 copépodites IV et 35 subadultes. Le statut écologique de cette forme, rencontrée dans presque toutes les stations prospectées mais toujours en très petit nombre, reste encore inconnu.

— *Paracyclops fimbriatus*.

L'espèce troglophile *Paracyclops fimbriatus*, dont 8062 exemplaires ont été récoltés, participe pour 11,83 % au total des Cyclopides recueillis. Les relevés mensuels retranscrits dans le tableau XXXVII traduisent la répartition des différents stades évolutifs (40,61 % d'adultes et 59,38 % de copépodites). Les mâles et les femelles se départagent dans les proportions respectives de 57,08 % et de 42,91 %, soit une valeur de la sex-ratio estimée à 55 % de mâles et 45 % de femelles. Le premier stade copépodite est riche en individus (60,27 % de l'ensemble des copépodites) ; il semble donc que la mortalité soit forte au cours du développement postembryonnaire, le pourcentage des copépodites récoltés à chaque stade décroissant au fur et à mesure du déroulement de la métamorphose (seulement 3,17 % de subadultes).

— *Eucyclops serrulatus*.

Les 13 283 individus d'*Eucyclops serrulatus* constituent 19,50 % de l'ensemble de la collection analysée ; 6628 adultes et 6655 copépodites, soit respectivement 49,89 % et 50,10 % du total des exemplaires, ont été recensés (voir le détail des récoltes dans le tableau XXXVIII).

TABLEAU XXXVII.

*Fontaine de La Bièle. Etude numérique de Paracyclops fimbriatus
d'après les récoltes effectuées de mai 1969 à juin 1970.*

Date	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total C	Total
1969										
Mai	33	15	48	5	1	2	2	2	12	60
Juin	326	263	589	337	153	49	33	12	584	1173
Juillet	36	22	58	39	33	15	10	3	100	158
Août	9	4	13	38	7	2	2	1	50	63
Septembre...	60	51	111	63	44	36	34	24	201	312
Octobre....	52	44	96	28	18	11	10	19	86	182
Novembre...	23	9	32	3	7	3		4	17	49
Décembre...	66	52	118	66	30	23	9	9	137	255
1970										
Janvier	296	220	516	555	195	55	34	19	858	1374
Février	167	155	322	706	180	50	27	6	969	1291
Mars	261	151	412	429	190	78	44	17	758	1170
Avril	416	326	742	508	146	85	76	32	847	1589
Mai	53	30	83	75	22	14	5	2	118	201
Juin	71	63	134	34	6	4	5	2	51	185
Total	1869	1405	3274	2886	1032	427	291	152	4788	8062
%	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/Total	
	57,08	42,91	40,61	60,27	21,55	8,91	6,07	3,17	59,38	

TABLEAU XXXVIII.

*Fontaine de La Bièle. Etude numérique d'Eucyclops serrulatus
d'après les récoltes effectuées de mai 1969 à juin 1970.*

Date	♂	♀	Total ♂ + ♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total C	Total
1969										
Mai	28	29	57	10		1			11	68
Juin	298	281	579	231	83	38	23	14	389	968
Juillet	89	39	128	142	71	36	40	19	308	436
Août	24	10	34	52	5		6	2	65	99
Septembre...	165	61	226	698	64	41	45	41	859	1115
Octobre....	401	76	477	93	38	19	62	122	334	811
Novembre...	54	8	62	18	3	1	1	7	30	92
Décembre...	517	235	752	33	43	52	104	122	354	1106
1970										
Janvier	393	398	791	1120	233	42	34	24	1452	2243
Février	483	476	959	831	124	42	41	19	1057	2016
Mars	515	570	1085	559	88	59	67	71	844	1929
Avril	446	586	1032	515	43	22	25	52	657	1689
Mai	137	130	267	73	16	2	2	6	99	366
Juin	90	89	179	148	9	3	5	1	166	345
Total	3640	2988	6628	4523	819	358	455	500	6655	13 283
%	%/♂ + ♀	%/♂ + ♀	%/Total	%/C	%/C	%/C	%/C	%/C	%/Total	
	54,91	45,08	49,89	67,96	12,30	5,37	6,83	7,51	50,10	

En ce qui concerne les adultes, le pourcentage de 54,91 % de mâles et de 45,08 % de femelles permet d'estimer la sex-ratio pour cette espèce à une valeur proche de 55 % de mâles et 45 % de femelles. Les pourcentages des divers stades copépodites les uns par rapport aux autres mettent en évidence, comme dans le cas de *Paracyclops fimbriatus*, une nette diminution, dans les récoltes, du nombre des individus entre les stades copépodite I et subadulte ; cette diminution pourrait être l'indice d'un taux élevé de mortalité pendant le développement postembryonnaire.

3. CONCLUSIONS.

La fontaine de La Bièle, localisée dans la partie supérieure de la zone d'infiltration du massif karstique de Sourroque, sert d'exutoire à une importante réserve d'eau pérenne. Des filtrages continus, poursuivis pendant quatorze mois, ont révélé la richesse du peuplement en Crustacés de cet aquifère (85 229 Crustacés capturés). Parmi les quinze espèces recensées, neuf appartiennent à des formes strictement hypogées ; huit de ces dernières ont été signalées dans les milieux interstitiels ou les aquifères karstiques, alors que *Stenasellus virei hussoni* est rigoureusement inféodé au karst. Les Cyclopidés constituent la fraction la plus importante de la collection analysée (80 % environ).

L'« hémorragie » des Crustacés présente nettement les caractéristiques du type de sorties défini à propos de plusieurs autres résurgences karstiques (ROUCH, *op. cit.*) : l'expulsion est maximale pendant la montée des eaux puis diminue rapidement par la suite. En période de hautes eaux, et lors de crues successives, le nombre de Crustacés évacués demeure toujours élevé. C'est là l'indice d'une abondante population dans l'aquifère, population qui n'est pas notablement appauvrie par les pertes qu'elle supporte en permanence.

Un essai d'estimation des sorties de Crustacés, au cours d'un laps de temps bien déterminé, conduit à reconnaître que les résultats quantitatifs que j'ai donnés sont nettement inférieurs à la réalité. Ainsi, dans le cas choisi, 17 579 Cyclopidés auraient été expulsés en six heures et demie, alors que les captures effectives s'élèvent au chiffre de 6066.

Parmi les 68 092 Cyclopidés dénombrés, les trois espèces hypogées : *Speocyclops racovitzai sandetsi*, *Sp. anomalus* et *Graeteriella brehmi*, sont en majorité (68,65 %). Les formes troglaphiles : *Paracyclops fimbriatus* et *Eucyclops serrulatus*, bien représentées avec des pourcentages respectifs de 12 % et de 20 % environ, doivent être considérées non pas comme des hôtes fortuits du karst, mais comme des éléments constants de la biocénose.

Les pourcentages concernant les proportions des espèces entre elles, et ceux relatifs à la sex-ratio, restent voisins à 10 % près de leur valeur moyenne ; nous avons reconnu, au cours de l'année, une évolution des pourcentages de chaque stade copépodite, les uns par rapport aux autres ; d'après ces données, on peut conclure que les individus récoltés nous donnent une image de la population qui vit à l'intérieur du système.

Au terme de cette étude plus particulièrement consacrée aux Cyclopidés il convient de retenir l'abondance des récoltes, la stabilité des pourcentages des espèces par rapport les unes aux autres, de même que l'équilibre entre mâles et femelles au sein de chaque espèce, enfin l'évolution annuelle des pourcentages des stades copépodites pour les deux espèces hypogées dominantes. L'ensemble de ces observations prouve qu'il existe au niveau de l'aquifère épikarstique de La Bièle de riches populations de Cyclopidés dont l'équilibre n'est nullement perturbé, en dépit des pertes considérables qu'elles subissent régulièrement lors des crues.

III. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Dès la parution de l'« Essai sur les problèmes biogéologiques » (RACOVITZA, 1907), les questions relatives à l'étendue du domaine souterrain et à la colonisation des grottes à partir du « réseau de fentes » étaient clairement posées.

CHAPPUIS (1920, 1933), JEANNEL (1926) et KARAMAN (1954) admettent les idées de RACOVITZA ayant trait à l'arrivée des animaux par l'intermédiaire des fentes. Ainsi, concernant plus spécialement la partie supérieure des karsts, CHAPPUIS note (1933, p. 4-5) :

« Dans les grottes, en principe, toutes les eaux sont habitées par les Copépodes ; qu'il s'agisse... de gours alimentés seulement par les suintements des parois ou par l'eau qui tombe goutte à goutte du plafond... Leur habitat normal doit être le labyrinthe des fentes et canaux remplis d'eau qui se trouve dans tout massif calcaire ». Récemment, ROUCH (1968 a) puis DELAY (1968, 1969) ont fait la démonstration que des formes hypogées aquatiques transitaient par ces réseaux de fentes.

Cependant, le problème demeurait de savoir quelle origine reconnaissaient les individus récoltés dans les cavités situées dans la zone d'infiltration. Diverses hypothèses ont été proposées. Ainsi, KARAMAN (1954) pense qu'il n'existe pas de formes véritablement cavernicoles (« Es besteht aber keine Höhlenfauna », p. 216) mais qu'elles proviennent d'autres horizons aquifères. MESTROV (1962), puis CHODOROWSKI (1962), adoptent également la même interprétation, cherchant dans le milieu hypotelmiorhéique, et dans la nappe phréatique, le véritable biotope des espèces aquatiques que l'on rencontre dans les grottes. En bref, ces auteurs ont mis en doute l'existence d'une faune liée aux massifs karstiques, cherchant dans d'autres milieux leur lieu d'origine.

Si sur le plan historique des liaisons entre terrains perméables en petit et terrains perméables en grand ne font pas de doute, s'il est exact que beaucoup de groupes, dans leur conquête des eaux souterraines continentales, ont mené préalablement un mode de vie interstitiel avant de devenir les hôtes des systèmes karstiques, doit-on pour autant continuer à penser que, à l'heure actuelle, la faune troglobie mise en évidence dans les systèmes karstiques n'est représentée que par quelques rares survivants d'individus issus d'horizons différents ?

Il convient de reconnaître que si cette question s'est posée de façon aussi nette ce fut pour deux raisons : d'une part les techniques d'investigation mises au point pour prospecter les terrains interstitiels ont permis de déceler d'abondantes populations dans ce milieu, d'autre part les recherches ponctuelles poursuivies dans les grottes n'ont jamais fourni des récoltes abondantes.

Depuis quelques années cependant, une meilleure connaissance du milieu karstique, et l'emploi de méthodes appropriées, fondées essentiellement sur des observations continues, ont établi la présence dans les systèmes karstiques, au niveau de leur zone noyée, d'importantes populations.

L'étude de La Bièle a permis de résoudre les problèmes inhérents à la faune que l'on rencontre dans la zone d'infiltration.

Les premiers filtrages effectués à La Bièle semblaient indiquer, par leur abondance relative, que les individus entraînés provenaient de véritables populations aquatiques, et non de formes isolées transisant vers l'exutoire. C'est pourquoi, il m'a paru utile de préciser les caractéristiques de ce système, situé dans la partie tout à fait supérieure d'un grand ensemble karstique dont l'hydrogéologie est par ailleurs bien connue, et qui ne possède aucune relation avec des aquifères de type interstitiel.

L'ensemble des renseignements obtenus peut être condensé dans les quatre propositions suivantes :

1 — Les données géologiques et hydrogéologiques prouvent que des réserves peuvent se constituer dans la partie supérieure de la zone d'infiltration. De tels systèmes, à impluvium de surface réduite, peuvent présenter un débit moyen annuel assez important. Les réserves d'eau sont pérennes.

2 — La teneur des eaux en chlorures est relativement élevée ; elle est une preuve de la position superficielle des réserves d'eau, et traduit également la lenteur des vitesses de circulation. La forte minéralisation de l'eau confirme ces données.

3 — Les variations saisonnières et journalières de la température apportent une nouvelle preuve de la faible profondeur de cet aquifère. Cependant, les petites amplitudes enregistrées, particulièrement en ce qui concerne les fluctuations journalières, montrent que ces variations de température ne sont pas sous la dépendance directe du climat extérieur, mais résultent d'un équilibre thermique entre la roche et l'atmosphère.

4 — C'est pour ce type d'aquifère, situé dans la partie superficielle de la zone d'infiltration des karsts, que MANGIN a proposé le terme d'*aquifère épikarstique*.

Cet aquifère présente toutes les conditions requises pour l'établissement d'organismes hypogés ; c'est la raison pour laquelle je me suis efforcée de dresser un bilan qualitatif et quantitatif de la faune capturée au niveau de l'exutoire.

Comme les données obtenues découlent d'informations indirectes, elles doivent être analysées avec prudence. En effet, les résultats se basant sur l'entraînement des animaux par les eaux, il en résulte que certains groupes, tels les Triclades et les Oligochètes, bien que présents dans la partie supérieure des karsts, n'ont jamais été obtenus dans les filtrages des eaux de La Bièle. Mes conclusions reposent donc exclusivement sur l'étude des Crustacés.

Les résultats peuvent s'énoncer comme suit :

1 — Le peuplement du réseau qui alimente La Bièle est constitué de Crustacés d'origine karstique (*Stenasellus virei hussoni*) ou occupant indifféremment les milieux karstiques et interstitiels (Copépodes, Syncarides, *Niphargus*). Aucune espèce réputée strictement interstitielle n'y a été recensée à ce jour.

2 — Les sorties d'animaux, constantes et fréquemment abondantes, se succèdent de la façon suivante. Au moment des crues, le phénomène d'« hémorragie » atteint son maximum pendant la montée des eaux, puis diminue rapidement par la suite. Ce

processus est très comparable à ce qui a été observé dans d'autres exutoires karstiques ; il diffère fondamentalement de celui qui joue au niveau de la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau.

3 — L'étude faunistique quantitative poursuivie à la fontaine de La Bièle est particulièrement significative quant à la richesse du peuplement.

Au total, 85 229 Crustacés ont été capturés lors de prélèvements partiels répartis sur quatorze mois. Une estimation, établie à partir des résultats de filtrages de courte durée et se succédant rapidement, conduit à penser que ce chiffre ne correspond vraisemblablement qu'à une partie du nombre réel de Crustacés rejetés hors de leur communauté.

Les Cyclopidés composent le groupe le mieux représenté dans la collection analysée (80 %). Cette population se répartit entre cinq espèces ; trois sont hypogées : *Speocyclops racovitzai sandetsi* (42,14 %), *Sp. anomalus* (0,39 %), *Graeteriella brehmi* (26,11 %) ; deux ont une origine épigée : *Paracyclops fimbriatus* (11,83 %) et *Eucyclops serrulatus* (19,50 %).

Ces pourcentages, qui demeurent stables durant toute l'année, correspondent vraisemblablement à l'importance que revêt chaque espèce dans la population de Cyclopidés. Cette affirmation est confirmée par la grande stabilité des valeurs de la sex-ratio au sein de chaque espèce.

Les proportions de chaque stade copépodite par rapport aux autres stades, chez *Speocyclops racovitzai sandetsi* et chez *Graeteriella brehmi*, apportent la preuve de l'existence d'un cycle saisonnier de reproduction, présentant deux maximums, l'un en automne et l'autre à la fin de l'hiver.

La constance des résultats acquis ne peut se concevoir que dans la mesure où l'équilibre de la population peuplant l'intérieur de l'aquifère épikarstique n'est pas profondément modifié par les pertes massives survenant au moment des crues. Dès lors, chaque sortie d'animaux permet d'obtenir un échantillonnage de la population *in situ*. Aussi est-on amené à concevoir que de très nombreux individus peuplent cette zone de karst, et qu'ils y réalisent des populations bien organisées.

Les filtrages continus ont donc permis de rendre compte, avec un haut degré de vraisemblance, de l'état des populations de Cyclopidés vivant dans un aquifère superficiel de la zone d'infiltration des massifs karstiques.

Ainsi donc, il apparaît, du moins en ce qui concerne les Cyclopidés hypogés, qu'il n'est pas nécessaire de faire appel à d'autres milieux aquatiques pour expliquer leur présence au sein de la zone d'infiltration. Celle-ci constitue une entité écologique dont l'étude mérite d'être poursuivie.

CHAPITRE XIII.

LES CYCLOPIDES HYPOGÉS DE LA ZONE NOYÉE DES KARSTS.

L'étude suivante a trait aux Cyclopidés établis dans la partie supérieure de la zone noyée des karsts. Selon MANGIN (1970 *b*), c'est à ce niveau que se situe le volume dynamique, qui topographiquement, se répartit entre drains et systèmes annexes. Alors que le volume dynamique assure la majorité des débits observés aux exutoires, la zone noyée profonde des karsts, au contraire, lorsqu'elle existe, ne participe que faiblement à l'alimentation des émergences ; elle n'a jamais, à ce jour, été prospectée du point de vue biologique.

Les ruisseaux ou rivières pérennes (drains), en conduite forcée ou non, qui « aboutissent aux grandes résurgences des vallées » (GÈZE, 1965, p. 67), nous apparaissent donc comme un des éléments caractéristiques de cette zone.

Il ressort des données bibliographiques que les travaux concernant les microcrustacés, susceptibles de vivre à ce niveau, sont relativement récents.

Deux méthodes différentes ont été utilisées pour mettre en évidence la composition faunistique :

— La première, directe, consiste à employer les techniques de récolte traditionnelles : pêches au filet à plancton, pose de balances, etc. Elle n'est possible que dans le cas où les cavités sont pénétrables par l'homme. Dans le cadre des recherches sur les Crustacés microscopiques, c'est à PLESA que revient le mérite d'avoir attiré l'attention des biospéologues

sur les milieux d'interstices se rencontrant dans les rivières souterraines. Par sondage Karaman-Chappuis, il récolte dans la grotte de Vadu-Crisului *Microcerberus plesai* (CHAPPUIS et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1958) ; c'est de même à cet auteur que nous devons l'étude écologique concernant le Cyclopide troglobie *Acanthocyclops kieferi* (PLESA, 1967). Cette technique a également été pratiquée avec profit par DANCAU et SERBAN (1963). ROUCH (1968 *a*) puis LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT (1970) complètent les résultats déjà obtenus en utilisant le procédé de pompage, ou sondage tubé Bou-Rouch. Les résultats acquis prouvent que les remplissages constituent un biotope favorable pour de nombreuses espèces hypogées.

— La seconde approche, indirecte, consiste à filtrer les exutoires karstiques pendant de longues durées. Le phénomène d'« hémorragie » des formes souterraines permet alors de juger de l'importance qualitative et quantitative des populations qui vivent dans le karst noyé (ROUCH, 1968 *a*, 1970 *a*, 1972 ; ROUCH *et al.*, 1968). L'ensemble de ces résultats a démontré l'existence d'une riche biocénose aquatique, au sein de laquelle les Cyclopidés sont très bien représentés.

Je donnerai, dans ce chapitre, plusieurs exemples des conditions de vie des Cyclopidés au niveau de la zone noyée des karsts, l'un fondé sur une étude directe des biotopes, les autres reposant sur l'analyse indirecte des populations à partir de filtrages.

I. SYSTÈME KARSTIQUE DU GOUËIL-DI-HER.

Hameau de Gourgue, commune d'Arbas, Haute-Garonne.

I.G.N., carte de la France au 20 000^e, Aspet n° 3 : x = 482,7 ; y = 76,7 ; z = 495.

Le massif d'Arbas, entouré par les massifs karstiques de Paloumère et de l'Estelas (fig. 33 et 35), pos-

sède un réseau hydrographique souterrain bien connu. Vers le nord, les eaux de précipitations se répartissent entre deux systèmes karstiques qui sont, en allant de l'ouest vers l'est, le système du Goueil-di-Her et le système de Surgeint. Vers le sud, les eaux sont drainées par le système du lac Bleu, dont fait partie la grotte de Riusec. L'aval du système du

Goueil-di-Her présente une cavité pénétrable par l'homme qui peut être considérée comme l'exemple type d'un drain situé dans la partie supérieure d'un karst noyé.

J'ai effectué, en collaboration avec N. GOURBAULT, une étude écologique concernant le peuplement par les Tricladés et les Crustacés de cet habitat caractéristique (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970, *a, b*); les résultats concernant le milieu physique seront ici brièvement rappelés. J'analyserai ensuite les populations de Cyclopides à partir soit de l'étude des différents biotopes réalisés au sein de la grotte, soit des résultats obtenus par filtrage des principaux exutoires du système.

A. Cadre hydrographique, topographie de la grotte.

Le système karstique du Goueil-di-Her est alimenté en partie par les pertes des ruisseaux temporaires qui, entre 1100 et 1400 mètres d'altitude, collectent les eaux de la partie supérieure du massif d'Arbas. Les eaux qui d'abord traversent le massif sur une dénivellation de près de 1000 m, transitent ensuite, du moins en partie, dans un drain subhorizontal, où elles forment le cours d'eau pérenne de la grotte de Goueil-di-Her, avant d'être évacuées par les résurgences principales (« Yeux » et « Bernatas ») qui se déversent dans la vallée de l'Escalette (fig. 35). Dès 1873 (p. 103), FILHOL *et al.* signalent que la grotte du Goueil-di-Her n'est que « le conduit du dégorgeement des eaux qui tombent sur les pentes supérieures, et qu'après chaque orage violent, ou après une période de pluie abondante et prolongée, une énorme masse d'eau jaillit avec un fracas épouvantable de l'ouverture extérieure et par un ravin qu'elle s'est creusé, va se précipiter dans le ruisseau de Gourgue, qu'elle fait souvent déborder ».

La galerie d'accès, reconnue par JEANNEL et RACOVITZA (1910), s'ouvre au sommet d'un vaste éboulis ; c'est une galerie de trop-plein, au tracé sinueux et étroit creusé dans un épais remplissage argileux, que les eaux empruntent lors des fortes crues. Longue de 160 m, elle débouche dans une salle encombrée de masses argileuses. Une pente raide aboutit à une vasque d'eau dans laquelle plonge la voûte de la galerie ce qui interdit, normalement, toute progression ; l'ensemble de ce dispositif constitue une « voûte mouillante » ou « siphon ». Cette zone mesure 40 m de longueur environ, avec une dénivellation totale de 11 m entre le point le plus bas et le sommet de la contre-pente du siphon.

Le ruisseau pérenne se trouve au-delà de cette voûte mouillante. Aisément accessible sur 250 m, il

parcourt une haute galerie due à l'élargissement d'une diaclase subverticale dont la voûte s'élève jusqu'à 35 m à 50 m ; la largeur de cette galerie varie de 2 m à 5 m. Le lit du ruisseau, creusé dans le rocher, est localement comblé par un remplissage de graviers grossiers ; parfois, des éboulements de la paroi rocheuse ou des masses argileuses l'obstruent en partie. Une profonde vasque d'eau calme, à 450 m du porche d'entrée (passage Dufour), gêne la progression dans la galerie qui se poursuit encore sur 950 m de longueur, entrecoupée de biefs profonds, pour se terminer à une nouvelle voûte mouillante.

Pour cette étude, je distinguerai donc trois parties dans la grotte (fig. 51) :

— la galerie de trop-plein où subsistent des flaques résiduelles temporaires ou permanentes après les inondations dues aux crues ;

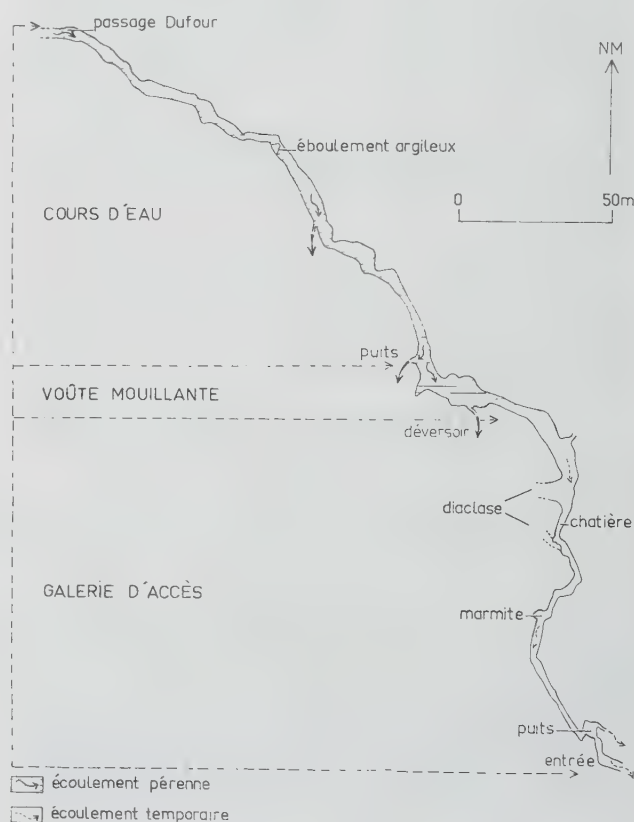


FIG. 51. — Grotte du Goueil-di-Her : topographie de la galerie (jusqu'au passage Dufour).

— la voûte mouillante (ou « siphon »), avec une réserve d'eau normalement pérenne ;

— le cours d'eau souterrain, à écoulement libre, dont les remplissages alluvionnaires ont particulièrement retenu mon attention.

B. Observations hydrologiques.

Les eaux du cours d'eau souterrain du Goueil-di-Her trouvent en partie, comme nous l'avons dit, leur origine dans les pertes du ruisseau de la Coume Ouarnède, à une altitude de 1350 m. En période d'étiage, leur débit est faible, de l'ordre de 10 l/s à 20 l/s. Parvenues en amont du siphon, les eaux disparaissent dans un puits impénétrable vers des conduits sous-jacents. Toutefois, une dérivation du ruisseau alimente la réserve d'eau de la voûte mouillante ; celle-ci se vide d'une part en s'écoulant par un déversoir latéral (D), et d'autre part en s'infiltrant à travers le remplissage (fig. 55). Il suffit de supprimer l'alimentation du siphon par un barrage pour que celui-ci s'assèche ; on peut alors accéder aux parties profondes du réseau.

Les orages, les périodes de fortes précipitations, la fonte des neiges, provoquent des crues à l'intérieur du massif, qui se traduisent par de brutales mises en charge de la grotte. L'eau peut alors atteindre une vingtaine de mètres de hauteur dans la galerie profonde. Le puits et le déversoir du siphon, de même que la vidange par infiltration, s'avèrent insuffisants pour évacuer les masses d'eau qui affluent. Le plan d'eau de la voûte mouillante s'élève peu à peu et la galerie de trop-plein se met à son tour en charge. Lors des fortes crues, l'eau jaillit par de nombreux griffons à travers les blocs de l'éboulis d'entrée, parfois même par le porche. La décrue est lente ; l'eau est évacuée par des exutoires temporaires étagés dans l'éboulis, ainsi qu'en s'infiltrant à travers le substrat en différents points de la galerie d'accès ; cependant, de nombreuses laisses de crue subsistent.

Ces mises en charge sont fréquentes puisque, au cours d'une année (juillet 1969 - juillet 1970), la galerie de trop-plein s'est noyée à vingt reprises, demeurant inaccessible pendant cinquante jours au minimum ; de profonds remaniements des remplissages argilo-sableux se produisent lors de chaque crue.

Ainsi, la caractéristique essentielle de cette zone est la grande instabilité des biotopes, due à l'alternance des crues et des décrues provoquées par les précipitations extérieures.

Les exutoires pérennes du système karstique du Goueil-di-Her dont les eaux se déversent dans l'Escalette (ou ruisseau de Gourgue) peuvent être divisés en deux groupes :

— les « Yeux » (altitude : 470 m) : il s'agit d'une zone d'émergence placée le long d'un joint de stratification sur 10 m de longueur, à 250 m en aval de l'entrée de la grotte ;

— « Bernatas » (altitude : 435 m) : plusieurs sources d'eau sont localisées à 600 m en aval de la grotte (« Bernatas-pré » et « Bernatas-ruisseau »).

Des colorations effectuées dans l'Escalette en amont de la grotte ont montré qu'il existe, au niveau de toutes les résurgences, un mélange entre les eaux en provenance du ruisseau du Goueil-di-Her et celles fournies par les pertes de l'Escalette.

Ces colorations ne permettent d'expliquer que partiellement le fait que le débit global des résurgences du Goueil-di-Her est près de quatre fois supérieur au débit du cours d'eau souterrain.

Les mesures effectuées le 17 octobre 1969 ont fourni les indications suivantes :

- cours d'eau souterrain : 0,015 m³/s,
 - Escalette en amont des résurgences : 0,012 m³/s,
 - Escalette en aval des résurgences : 0,068 m³/s,
- soit un débit total du système du Goueil-di-Her égal à 0,056 m³/s.

Ces chiffres indiquent que par le ruisseau souterrain ne transite qu'une partie des eaux du système karstique du Goueil-di-Her.

C. Caractéristiques physico-chimiques des eaux du système.

1. ÉTUDE DE LA TEMPÉRATURE.

De juillet 1969 à août 1970, des mesures de température, hebdomadaires ou quotidiennes, ont été réalisées au niveau de la voûte mouillante du Goueil-di-Her (27), de même qu'au niveau des « Yeux » et des résurgences de « Bernatas » ; les écarts maximaux sont résumés dans le tableau XXXIX ; en outre, ces relevés ont permis d'établir les graphiques de la figure 52 sur laquelle les périodes de crues sont également notées.

J'ai inscrit, sur la figure 52, la moyenne mensuelle des températures (T). Des relations particulièrement nettes entre la température de l'eau et la température atmosphérique apparaissent dans le cas de la résurgence « Bernatas-pré » dont les eaux, au cours de leur cheminement relativement superficiel, acquièrent plus ou moins un équilibre avec la température des terrains environnants. Ainsi, à la fin du mois de novembre 1969 (T = 7,8°C), la température des eaux de « Bernatas-pré » décroît jusqu'à la valeur de

(27) Lorsque la galerie d'accès était noyée, j'ai mesuré la température de l'eau aux exutoires temporaires de l'éboulis d'entrée.

7,3°C, atteinte au début du mois de décembre ($T = 3,3^{\circ}\text{C}$). Voisine de 8°C jusqu'en avril 1970 ($T = 9,2^{\circ}\text{C}$), elle s'élève progressivement, de mai ($T = 13,2^{\circ}\text{C}$) à août ($T = 19,3^{\circ}\text{C}$), jusqu'à la température de $10,7^{\circ}\text{C}$.

Ce cycle annuel des températures existe également, bien que moins accentué, au niveau de chacune des autres stations. Ainsi, deux périodes peuvent être considérées : l'une correspond à l'étiage d'été et d'automne, l'autre aux crues d'hiver et de printemps. Pour chacune de ces périodes, les températures moyennes sont : $8,55^{\circ}\text{C}$ et $8,23^{\circ}\text{C}$ au Goueil-di-Her, $8,12^{\circ}\text{C}$ et $8,01^{\circ}\text{C}$, aux « Yeux », $9,29^{\circ}\text{C}$ et $8,38^{\circ}\text{C}$ à « Bernatas-pré ».

Plusieurs remarques s'imposent donc :

— les températures absolues de l'eau courante dans la grotte sont relativement basses : elles traduisent, en particulier, le fait que le bassin versant du système est à une altitude très supérieure à celle de la grotte ;

— il existe une variation saisonnière de la température, en relation avec les variations atmosphériques de l'extérieur ;

— l'amplitude annuelle des températures est variable suivant les stations ; elle est maximale aux résurgences de « Bernatas », ce qui confirme leur double alimentation ainsi que le cheminement superficiel des eaux.

TABLEAU XXXIX.
Températures de l'eau du système karstique du Goueil-di-Her.

Températures absolues ($^{\circ}\text{C}$)			
Stations	Minimum	Maximum	Amplitude annuelle
Goueil-di-Her	7,2	8,6	1,4
Yeux	7,3	9	1,7
Bernatas-pré	7,3	10,7	3,4
Bernatas-ruisseau	7,9	11,1	3,2

En outre, quel que soit le moment du cycle, des chutes brutales de la température se produisent au moment des changements rapides de climat (fin du mois de novembre 1969) ainsi que pendant les crues.

En résumé, l'instabilité thermique des eaux du système du Goueil-di-Her indique les relations qui s'établissent entre celui-ci et les phénomènes climatiques extérieurs. La mise en évidence de cette dépendance

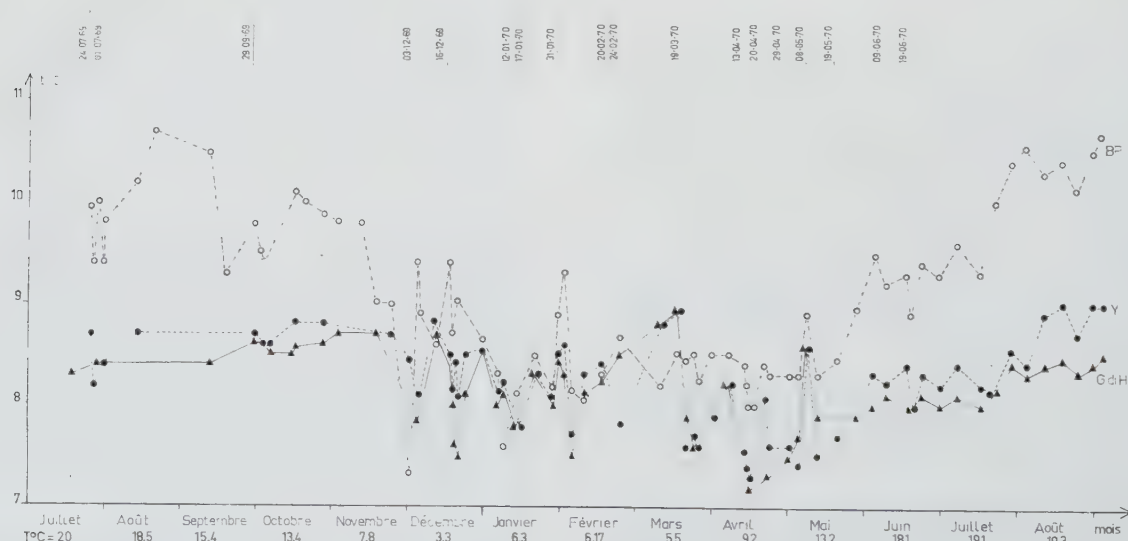


FIG. 52. — Système karstique du Goueil-di-Her : température de l'eau relevée dans la grotte (G di H), et aux résurgences « Yeux » (Y) et « Bernatas-pré » (BP).

T : températures mensuelles moyennes locales.

Les crues sont indiquées par un trait daté.

vient compléter les résultats des observations hydrologiques, qui ont également montré que les biotopes souterrains réalisés dans ce système subissent de profondes modifications en liaison avec les précipitations extérieures.

résistivité augmente de façon très sensible au moment des crues ; en effet, l'eau qui circule dans les conduits souterrains reçoit alors d'importants apports d'origine exogène, et les résistivités atteignent alors leurs valeurs maximales.

TABLEAU XL.
Résistivité de l'eau du système karstique du Goueil-di-Her.

Résistivité (Ω -cm à 20°C)			
Stations	Minimum	Maximum	Amplitude annuelle
Goueil-di-Her.....	2548	5892	3344
Yeux	2517	6273	3756
Bernatas-pré	2548	5109	2561
Bernatas-ruisseau	2934	4241	1307

2. ANALYSES CHIMIQUES.

a. Résistivité (en Ω -cm à 20°C).

Le tableau XL est un relevé des caractéristiques de la résistivité (aux mêmes stations que les relevés thermiques). Les variations au cours d'une année apparaissent sur les graphiques de la figure 53.

Des variations annuelles de la résistivité existent au niveau de tous les points d'eau étudiés. La source « Bernatas-ruisseau » semble être la plus stable. La

En étiage, les résistivités prennent des valeurs de plus en plus basses (de juillet à décembre 1969, et de mai à août 1970), inférieures à 3000 Ω -cm, chiffre fréquemment signalé pour les eaux karstiques (Roques, 1963).

En conclusion, nous pouvons dire qu'il existe, pour les eaux du système du Goueil-di-Her, un cycle annuel des valeurs de la résistivité en relation avec les périodes de hautes eaux hivernales et printanières d'une part, et avec l'étiage estival d'autre part. En

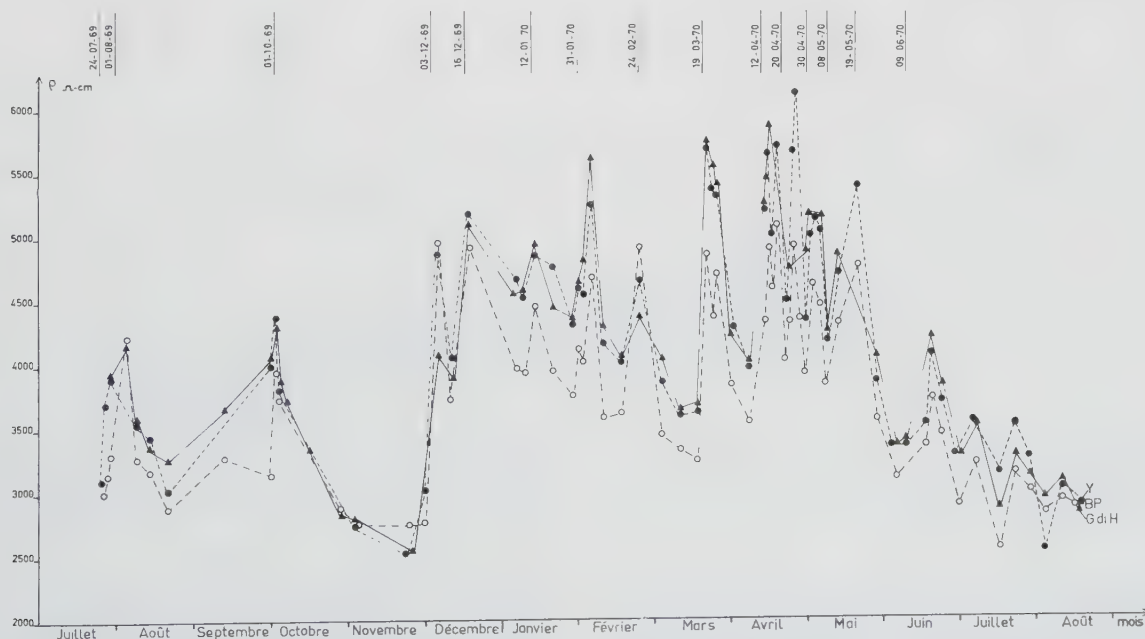


FIG. 53. — Système karstique du Goueil-di-Her : valeur de la résistivité de l'eau (en Ω -cm à 20°C) relevée dans la grotte (G di H), et aux résurgences « Yeux » (Y) et « Bernatas-pré » (BP).
Les crues sont indiquées par un trait daté.

TABLEAU XLI.

Chimie des eaux du système karstique du Goueil-di-Her.

(Les périodes de crues sont signalées par un astérisque).

Dates	Stations	TAC°F	O ₂ ppm	pH	ρΩ- cm	°C
28.VIII.1969 *	Goueil-di-Her	15,2		8,2	4381	8,4
	Yeux	15,1		8,3	3703	8,2
	Bernatas-pré	15,1		8,3	3139	9,4
12.IX.1969	Goueil-di-Her	15,1		8,1	3670	8,4
	Bernatas-pré	15,1		7,9	3280	10,5
	Bernatas-ruisseau	15,15		8,1	3900	10,65
1.X.1969 *	Goueil-di-Her	15		8,4	3900	9
	Yeux	15		8,5	4000	8,7
	Bernatas-pré	17		8,2	3140	9,8
2.X.1969 *	Goueil-di-Her	14,8		8,4	4300	8,6
	Yeux	14,5		8,4	4380	8,6
	Bernatas-pré	16		8,2	3900	9,5
11.XII.1969	Goueil-di-Her	14,5		7,8	3900	8,7
	Yeux	14		7,8	4056	8,8
	Bernatas-pré	15		7,8	3744	8,6
	Bernatas-ruisseau	16		7,7	3120	7,9
5.II.1970 *	Goueil-di-Her	10	10		5642	7,5
	Yeux	11	12		5256	7,7
	Bernatas-pré	12	11		4700	8,4
	Bernatas-ruisseau	13,5	11		4241	8,7
3.III.1970	Goueil-di-Her	13,5			4053	8,8
	Yeux	14	9		3877	8,8
	Bernatas-pré	14,5	11		3453	8,2
	Bernatas-ruisseau	15,5	10		3572	8,2
7.IV.1970	Goueil-di-Her	14			4014	8,2
	Yeux	14,5	12		3985	8,2
	Bernatas-pré	14,5	10		3554	8,5
	Bernatas-ruisseau	15	11		3768	8,2
8.V.1970 *	Goueil-di-Her	12,5	11		4287	8,6
	Yeux	13,5	12		4198	8,6
	Bernatas-pré	14	11		3848	8,9
30.VI.1970	Goueil-di-Her	13		7,9	3294	8
	Yeux	13	11	8	3294	8,2
	Bernatas-pré	14,5	10	7,8	2895	9,3
	Bernatas-ruisseau	15	9	7,95	3494	9,7
		TH	TH Ca ⁺⁺	TH Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻	SiO ₂ ⁻⁻
	Goueil-di-Her	16	13	3	40	3
	Yeux	16	13	3	30	2,8
	Bernatas-pré	19	15,5	3,5	40	3
	Bernatas-ruisseau	16	13	3	15	3,5

autre, de rapides augmentations des valeurs de la résistivité s'observent au moment des crues. Ces deux types de variations sont donc étroitement liés aux précipitations atmosphériques.

b. Autres facteurs.

Quelques mesures des principales caractéristiques des eaux du système du Goueil-di-Her, sont données dans le tableau XLI. J'ai également noté la résistivité et la température pour chacun des échantillons.

Les valeurs de la dureté totale (TH), de la dureté carbonatée (TAC) ainsi que du pH, traduisent bien le fait que ces eaux ont une origine karstique.

3. CARACTÉRISTIQUES GRANULOMÉTRIQUES DES BIOTOPES INTERSTITIELS RÉALISÉS DANS LA GROTTÉ.

Cette étude concerne chaque type de biotopes interstitiels dont l'analyse faunistique a montré par ailleurs qu'ils hébergent une riche biocénose d'espè-

TABLEAU XLII.

Analyses granulométriques des sédiments de la grotte : pourcentages en poids de chaque fraction.

Diamètre des grains mm	Echantillons			
	A	B	C	D
30,0	8,1		0,8	
25,0	17,7	1,2	2,0	
20,0	21,6	2,8	9,3	
16,0	24,1	8,6	10,9	
12,0	9,9	7,3	8,9	
10,0	5,9	7,8	6,2	
7,6	3,9	9,6	6,4	
6,3	2,8	9,5	4,8	
5,0	1,8	8,3	5,3	
4,0	1,1	6,0	4,1	
3,2	0,7	5,1	3,4	
2,5	0,4	3,7	2,7	
2,0	0,5	5,4	3,0	
1,2	0,6	8,1	12,2	
0,56		6,6	8,5	
0,245		5,3	4,8	
0,155		1,7	1,0	
0,07		1,3	0,7	
0,068	0,9	0,3	0,3	
0,001		1,3	4,1	88,5
F	0,06	0,2	0,5	11,5

ces aquatiques, biocénose constituée dans sa majeure partie par les Copépodes (tableau XLII, échantillons A à D).

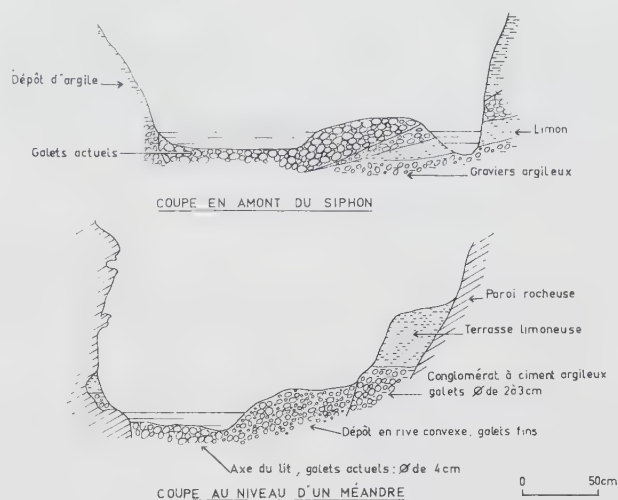


FIG. 54. — Grotte du Goueil-di-Her : coupes transversales au niveau de la galerie du cours d'eau.

Le cours d'eau du Goueil-di-Her (28) coule sur un lit de galets actuels, de diamètre compris entre



FIG. 55. — Grotte du Goueil-di-Her : coupe longitudinale au niveau de la voûte mouillante (D : emplacement du déversoir latéral).

(28) M. Philippe RENAULT, Chargé de recherche au C.N. R.S., a bien voulu me communiquer les résultats de ses analyses sur les sédiments du Goueil-di-Her, ce dont je le remercie très vivement.

16 mm et 30 mm pour la plupart (échantillon A) ; de nombreuses plages dont l'épaisseur dépasse rarement 40 cm s'y développent, sans cesse remaniées dans leur partie superficielle pendant les crues (échantil-

lon B). La partie profonde de ces remplissages, souvent colmatée par de l'argile, réalise un biotope plus stable (fig. 54).

Des conditions identiques s'observent à la voûte mouillante où la cuvette fonctionne en bassin de décantation. Les variations de vitesse des circulations d'eau provoquent l'alternance de bancs fins et grossiers (échantillon C) ; des lentilles limoneuses sont interstratifiées dans les niveaux à galets ; l'ensemble peut atteindre plus d'un mètre d'épaisseur (fig. 55). Une couche d'argile tapisse le point bas de la cuvette (échantillon D).

Sur les parois rocheuses de la galerie, autour de la voûte surbaissée du siphon, demeurent également des placages argileux.

Pour les trois premiers échantillons, les résultats des analyses indiquent que les remplissages alluvionnaires sont homogènes ; la porosité y est irrégulière, augmentée par le fait qu'il s'agit là de sédiments non tassés, à équilibre instable, soumis à des remaniements fréquents.

Dans le dernier échantillon, le diamètre des grains est inférieur à 0,07 mm ; de tels limons sont susceptibles de retenir une importante quantité d'eau. On sait, par ailleurs, que la teneur en eau de ces limons de grotte est compatible avec la survie d'espèces hypogées (GINET et PUGLISI, 1964 ; JUBERTHIE et MESTROV, 1965 *a, b* ; DELAY, 1970).

Nous retiendrons ici encore, que l'alternance des sédiments exprime le régime variable des circulations d'eau au niveau de cette zone.

D. Conclusions aux observations hydrologiques et physico-chimiques.

La galerie du Goueil-di-Her peut être considérée comme l'exemple d'un drain situé dans la partie supérieure du karst noyé :

— Sujette à des crues fréquentes (vingt au cours d'une année d'observations), cette galerie subit des mises en charge importantes qui la noient en totalité ou en partie.

— Les mesures de débits, effectuées au niveau des résurgences, démontrent que le ruisseau du Goueil-di-Her ne draine qu'une partie seulement des eaux qui transitent dans le système.

— Les résultats des mesures physico-chimiques prouvent qu'il existe des variations annuelles de la température et de la résistivité en relation avec le cycle saisonnier extérieur. En outre, quel que soit le moment du cycle, ces facteurs varient lors de chaque

crue, avec un certain retard par rapport au moment de l'impulsion.

— Les analyses granulométriques des différents remplissages du cours d'eau souterrain indiquent leur grande homogénéité, avec une alternance de bancs fins et grossiers qui témoignent de la succession de circulations rapides, puis plus lentes, auxquelles est soumise la grotte.

Les biotopes observés dans ce drain sont donc sous l'étroite dépendance des phénomènes climatiques extérieurs. Les crues violentes et répétées qui balaient périodiquement la galerie rendent ce milieu instable.

C'est pourquoi il était particulièrement intéressant d'en analyser les modalités du peuplement par les Cyclopides.

E. Étude du peuplement.

Après avoir énuméré les espèces aquatiques recensées grâce à des récoltes dans la grotte et au niveau des résurgences, j'analyserai plus spécialement le peuplement par les Cyclopides des eaux interstitielles d'une part, et des eaux libres d'autre part, dans le but de dégager leur biotope préférentiel.

1. LISTE FAUNISTIQUE.

Le tableau XLIII regroupe l'ensemble des résultats faunistiques.

L'association réalisée est très diversifiée.

Parmi les trente-quatre espèces aquatiques dénombrées, douze sont strictement inféodées aux eaux souterraines ; si les autres espèces sont d'origine épigée, certaines d'entre elles n'en manifestent pas moins des mœurs nettement troglaphiles : c'est plus particulièrement le cas de *Limocamptus echinatus*, de *Paracamptus schmeili*, d'*Eucyclops serrulatus*, de *Paracyclops fimbriatus*, de *Tropocyclops prasinus*, d'*Acanthocyclops viridis* et de *Proasellus racovitzai* Henry et Magniez, 1972.

Cette dualité du peuplement est particulièrement nette en ce qui concerne les Cyclopides (2 espèces hypogées et 7 espèces épigées) et les Harpacticides (4 espèces hypogées et 11 espèces épigées). De même, cohabitent deux Isopodes, l'hypogé *Stenasellus virei hussoni* et l'espèce *Proasellus racovitzai*. La plupart de ces formes transitent jusqu'au niveau des résurgences, à l'exclusion de *Plagnolia vandeli* Beauchamp et Gourbault, 1964, d'*Haplotaxis leruthi* (Hrabé, 1958) et de *Moitessieria simoniana* qui restent confinés dans la cavité.

L'analyse qualitative du peuplement du Goueil-di-Her souligne donc parfaitement ce qui avait été relevé dans l'étude physique du milieu. Les relations avec l'extérieur se traduisent du point de vue faunistique par la présence de nombreuses espèces d'origine épigée. Ainsi apparaît-il, également du point de vue biologique, que le karst n'est pas un milieu fermé et isolé.

a. *Analyse des récoltes au niveau des plages émergées.*

1) Sondages dans la galerie du ruisseau.

Pendant les mois de juillet 1968 et 1969, dix-neuf sondages ont été réalisés à des profondeurs variant entre 20 cm et 40 cm, dont quinze ont fourni des

TABLEAU XLIII.

*Liste des espèces aquatiques
récoltées au niveau de la zone noyée du système karstique du Goueil-di-Her.*

Espèces	Grotte	Yeux	Bernatas
Turbellariés.....			
* <i>Plagnolia vandeli</i>	+		
<i>Polycelis felina borellii</i>			+
Oligochètes.....			
* <i>Haplotaxis leruthi</i>	+		
Gastéropodes....			
* <i>Moitessieria simoniana</i>	+		
Ostracodes.....			
<i>Cypria</i> sp.			
Harpacticoida ..			
* <i>Nitocrella subterranea</i>	+	+	+
* <i>Nitocrella gracilis</i>	+		+
* <i>Ceuthonectes gallicus</i>	+	+	+
* <i>Elaphoidella infernalis</i>	+	+	+
<i>Attheyella crassa</i>	+	+	+
<i>Maraenobiotus vej dovskyi</i> ...	+		
<i>Epactophanes richardi</i>	+		
<i>Moraria poppei</i>	+	+	+
<i>Moraria brevipes</i>	+		
<i>Bryocamptus zschokkei</i>	+	+	+
<i>Bryocamptus minutus</i>	+	+	+
<i>Bryocamptus pygmaeus</i>	+	+	+
<i>Bryocamptus typhlops</i>	+	+	+
<i>Limocamptus echinatus</i>	+	+	+
<i>Paracamptus schmeili</i>	+	+	+
Cyclopidae.....			
<i>Eucyclops serrulatus</i>	+	+	+
<i>Tropocyclops prasinus</i>	+		
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	+	+	+
<i>Acanthocyclops viridis</i>	+	+	+
<i>Diacyclops bisetosus</i>	+		
<i>Diacyclops languidus</i>	+		
<i>Diacyclops languidoides</i>	+	+	+
* <i>Speocyclops racovitzai</i>	+	+	+
* <i>Speocyclops anomalus</i>	+		
Syncarides.....			
* <i>Bathynelles</i>	+		
Isopodes.....			
<i>Proasellus racovitzai</i>	+	+	+
* <i>Stenasellus virei hussoni</i>	+	+	+
Amphipodes			
* <i>Niphargus</i> sp.	+	+	+
<i>Gammarus</i> sp.		+	+

2. LES CYCLOPIDES DANS LES EAUX INTERSTITIELLES.

Les Cyclopides furent capturés en utilisant le procédé de sondage Karaman-Chappuis au niveau des plages émergées ; la technique des pompes Bou-Rouch a permis la récolte de la faune vivant dans les sédiments profonds et dans les alluvions submergées.

Cyclopides ; le détail des récoltes est noté dans le tableau XLIV.

Speocyclops racovitzai représente 94,82 % des individus qui colonisent les sédiments superficiels ; l'ensemble des individus épigés forme seulement 5,17 % du peuplement, et les trois espèces qui le constituent sont généralement considérées comme

TABLEAU XLIV.
*Cyclopidés récoltés par sondages dans les sédiments superficiels
 de la galerie du ruisseau.*

Espèces	♂	♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	170	117	1	3	16	29	12	348	94,82
<i>P. fimbriatus</i>				1				1	0,27
<i>D. languidus</i>	1	3						4	1,08
<i>D. languidoides</i> . . .	5	2				7		14	3,81
Total des épigés . .								19	5,17
Total général								367	

troglophiles (*P. fimbriatus*) ou troglaxènes (*D. languidus* et *D. languidoides*), d'après CHAPPUIS (1933) et ANGELIER (1953).

2) Sondages au niveau de la voûte mouillante.

Deux sondages furent creusés sur la berge, à 20 cm du bord de l'eau :

— 12 septembre 1969 (profondeur : 50 cm) : 6 *Speocyclops racovitzai* (2 mâles, 3 femelles et 1 copépodite I) ;

— 6 octobre 1969 (profondeur : 40 cm) : 8 *Sp. racovitzai* (6 mâles, 2 copépodites III).

Ces données peuvent être complétées par des résultats empruntés à ROUCH (1968 a) concernant trois sondages exécutés dans les berges du siphon :

— 24 janvier 1967 : 15 *Speocyclops racovitzai* ;

— 30 janvier 1967 : 20 *Sp. racovitzai* ;

— 14 février 1967 : 2 *Sp. racovitzai*.

La pauvreté quantitative de ces prélèvements nécessite une explication.

La zone de sédiments imbibés, par rapport à la berge du siphon, n'excède jamais une longueur de 1 m à 1,5 m en raison de la pente du remplissage de la galerie à ce niveau (fig. 55). En outre, l'imbibition des sédiments varie en fonction du niveau du siphon. Ceci permet de mieux comprendre la pauvreté des prélèvements dont nous retiendrons, cependant, qu'ils sont constitués, en ce qui concerne les Cyclopidés, uniquement par l'espèce hypogée *Sp. racovitzai*.

b. Analyse des récoltes dans les sédiments profonds submergés.

1) Pompages dans la galerie du ruisseau.

Lors de chaque pompage, trente litres d'eau étaient filtrés, le tube étant enfoncé à environ 40 cm de profondeur dans les sédiments.

Parmi les vingt et un prélèvements accomplis (août 1967, juillet 1968 et 1969, octobre 1969), seize ont fourni des Cyclopidés. Le détail des récoltes est inscrit dans le tableau XLV.

Speocyclops racovitzai est encore dans ce cas l'espèce dominante ; elle représente 86,54 % du total des Cyclopidés récoltés. En ce qui concerne les espèces épigées, nous retrouvons les mêmes espèces que celles capturées dans les sondages, auxquelles viennent s'ajouter les formes troglaphiles *Eucyclops serrulatus* et *Acanthocyclops viridis* (CHAPPUIS, 1933).

Faisant suite à ces premiers pompages, quinze stations furent choisies dans le but d'obtenir des Crustacés macroscopiques (*Stenasellus* et *Niphargus*) ainsi que *Plagnolia vandeli* (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970 b). La méthode consistait, après un premier pompage, à introduire dans le tube un appât destiné à attirer les formes carnivores ; la récolte était effectuée vingt-quatre heures plus tard. Sur les trente et un pompages entrepris de cette manière, seize ont fourni des Cyclopidés (tableau XLVI).

Speocyclops racovitzai conserve la prédominance avec un pourcentage de 81,70 % calculé sur le total des prélèvements ; les espèces épigées sont mal représentées (16,29 %).

Plusieurs remarques se dégagent à l'étude de ces deux séries de prélèvements :

— Chaque série comprend seize prélèvements positifs ; alors que 275 individus ont été capturés par pompages directs, 82 seulement ont été récoltés lors des pompages avec appâts, faisant apparaître un net appauvrissement de la faune dans le second cas. Par ailleurs, le nombre de prélèvements dépourvus de Cyclopidés s'est également accru lors des pompages avec appâts. On peut penser que la place laissée libre par les individus extraits au moment du prélèvement qui précède la pose des appâts n'est pas recolonisée vingt-quatre heures plus tard lorsque le second pompage est exécuté.

TABLEAU XLV.

Cyclopides récoltés par pompage dans les sédiments profonds du ruisseau.

Espèces	♂	♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	91	88	3	3	18	22	13	238	86,54
<i>E. serrulatus</i>	1				1	2		4	1,45
<i>P. fimbriatus</i>	2	3	1	2	2	2		12	4,36
<i>A. viridis</i>		1						1	0,36
<i>D. languidoides</i> ...	9	2				5	4	20	7,27
Total des épigés ..								37	13,45
Total général								275	

TABLEAU XLVI.

Cyclopides récoltés par pompages avec appâts dans les sédiments profonds du ruisseau.

Espèces	♂	♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	31	22	1		2	5	6	67	81,70
<i>P. fimbriatus</i>			1					1	1,21
<i>A. viridis</i>	1							1	1,21
<i>D. languidoides</i> ...	4	5			2		2	13	15,85
Total des épigés ..								15	16,29
Total général								82	

— L'introduction d'appâts ne change en rien les proportions des différentes espèces entre elles.

— *Speocyclops racovitzai* constitue la forme dominante puisqu'elle représente 86,54 % du total des individus récoltés au cours de la première série de prélèvements et 81,70 % de l'ensemble de la seconde série.

2) Pompages au niveau de la voûte mouillante.

Le 11 août 1967, trois tubes enfoncés dans la berge à 40 cm, 50 cm et 60 cm de profondeur respectivement, furent pompés vingt-quatre heures après avoir été appâtés. Ultérieurement, une série de pompages a été accomplie du 18 juillet 1968 au 11 décembre 1969 (10 prélèvements directs et 9 prélèvements avec appâts). Implantés à un mètre, au maximum, du bord de l'eau, les tubes atteignaient des profondeurs comprises entre 0,4 m et 1,10 m. Le tableau XLVII rend compte de l'ensemble des récoltes directes et le tableau XLVIII fournit les résultats relatifs aux pompages avec appâts.

Speocyclops racovitzai est ici la forme dominante, avec 96,35 % et 86,40 % des individus capturés dans les remplissages de la voûte mouillante ; trois espèces épigées, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus* et *Acanthocyclops viridis*, qui n'avaient pas été recueillies à l'aide des sondages Karaman-Chapuis, ont été mises en évidence à ce niveau par la technique de pompage Bou-Rouch. Bien que consi-

dérées comme des espèces troglaphiles, on remarquera qu'elles ne forment pas d'abondantes populations dans ces remplissages.

Il convient de noter que les onze prélèvements directs effectués dans le remplissage du siphon ont fourni moins de Cyclopides que les dix prélèvements avec appâts (la quantité d'eau filtrée pour chacun des prélèvements étant toujours égale à trente litres). En outre, les pourcentages respectifs des espèces épigées et hypogées ne sont guère modifiés suivant la méthode utilisée. On peut donc penser qu'au niveau des sédiments profonds du siphon, la faune retrouve rapidement une répartition uniforme, et que la population est suffisamment abondante pour ne pas être affectée sensiblement par une série de récoltes.

c. Conclusions sur les Cyclopides récoltés dans les eaux interstitielles.

Les sédiments déposés le long du cours d'eau pérenne ainsi que dans la cuvette de la voûte mouillante du Goueil-di-Her réalisent en leur sein un milieu de type interstitiel. Les résultats des récoltes indiquent que les Cyclopides rencontrent là des conditions favorables à leur implantation. Parmi les six espèces mises en évidence, cinq sont des formes d'origine épigée ; bien que réputées troglaphiles, les espèces *E. serrulatus*, *P. fimbriatus* et *A. viridis* n'atteignent jamais des valeurs élevées ; au total, ces espè-

ces d'origine épigée constituent 9,5 % de l'ensemble des Cyclopidés récoltés. Par contre, la forme hypogée *Speocyclops racovitzai* est bien représentée dans tous les prélèvements où ses pourcentages varient de 81,70 % à 96,35 % ; tous les stades de développement sont présents, ce qui prouve qu'une véritable population s'est établie dans les milieux d'interstices du Goueil-di-Her.

permis la réalisation de filtrages partiels d'une durée totale de sept jours. Le détail des Cyclopidés inter-captés est donné dans le tableau XLIX.

Deux nouveaux Cyclopidés viennent s'ajouter aux espèces recensées dans le milieu interstitiel : l'espèce troglobie *Speocyclops anomalus*, et la forme épigée *Tropocyclops prasinus* que l'on peut probablement qualifier de troglophile (RYLOV, 1948).

TABLEAU XLVII.
*Cyclopidés récoltés par pompages
dans les sédiments profonds de la voûte mouillante.*

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	86	41	5	7	16	19	11	185	96,35
<i>E. serrulatus</i>							1	1	0,52
<i>P. fimbriatus</i>	2			2				4	2,08
<i>D. languidoides</i> ...	2							2	1,04
Total des épigés ..								7	3,64
Total général								192	

TABLEAU XLVIII.
*Cyclopidés récoltés par pompages avec appâts
dans les sédiments profonds de la voûte mouillante.*

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	59	70	5	9	23	15	16	197	86,40
<i>E. serrulatus</i>	2						1	3	1,31
<i>P. fimbriatus</i>	1	3	3	4	5		5	21	9,21
<i>D. languidoides</i> ...	5	1			1			7	3,07
Total des épigés ..								31	13,59
Total général								228	

3. LES CYCLOPIDES DANS LES EAUX LIBRES.

C'est par filtrages continus ou par pêches directes qu'ont été capturés les Cyclopidés des eaux libres au niveau de la grotte d'une part, et au niveau des résurgences d'autre part. On doit distinguer, à l'intérieur de la grotte, les peuplements qui sont propres aux eaux libres courantes et ceux des collections d'eaux stagnantes (pérennes ou temporaires).

a. Analyse des récoltes dans les eaux libres de la grotte.

1) Filtrages du ruisseau souterrain.

Du mois de juillet au mois d'octobre 1969, un filet, tendu à cinq reprises en travers du cours d'eau, a

Le nombre total des individus hypogés recueillis représente seulement 31,42 % de l'ensemble des récoltes ; il existe là une nette différence par rapport aux valeurs observées dans les sédiments.

En ce qui concerne les Cyclopidés épigés, ce sont *Eucyclops serrulatus* et *Paracyclops fimbriatus* qui sont les plus abondants (26,53 % et 27,75 %).

2) Les Cyclopidés de la réserve d'eau de la voûte mouillante.

Trois pêches réalisées alors que le siphon était en charge n'ont fourni, au total, qu'une faible récolte : 5 *Speocyclops racovitzai* (3 mâles, 1 femelle et 1 copépodite V) et 2 mâles de *Paracyclops fimbriatus*. Ces pêches, effectuées à partir de la berge, ne concernent qu'une infime partie de l'eau contenue dans le

TABLEAU XLIX.

Cyclopides récoltés par filtrages du cours d'eau souterrain.

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	20	36		4	3	5	8	76	31,02
<i>Sp. anomalus</i>		1						1	0,4
Total des hypogés ..								77	31,42
<i>E. serrulatus</i>	7	9	30	6	7	3	3	65	26,53
<i>T. prasinus</i>	4	2		1				7	2,85
<i>P. fimbriatus</i>	13	5	29	9	7	3	2	68	27,75
<i>A. viridis</i>	12	4	2		2		1	21	8,57
<i>D. languidus</i>						1		1	0,4
<i>D. languidoides</i>	4	2						6	2,44
Total des épigés ..								168	68,57
Total général								245	

TABLEAU L.

Cyclopides récoltés dans les flaques résiduelles de la voûte mouillante.

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	2	2	1				1	6	0,56
<i>E. serrulatus</i>	262	291	6	9	12	60	98	738	70,08
<i>T. prasinus</i>	3						1	4	0,37
<i>P. fimbriatus</i>	9	14	6	1	5	7		42	3,98
<i>A. viridis</i>	94	88		6	7	34	32	261	24,78
<i>D. bisetosus</i>		1						1	0,09
<i>D. languidus</i>		1						1	0,09
Total des épigés ..								1047	99,43
Total général								1053	

siphon ; elles ne peuvent, de ce fait, laisser présumer de la richesse et de la composition du peuplement des Cyclopides à ce niveau.

En revanche, lors d'un assèchement provoqué (29), le 14 octobre 1969, des pêches dans deux laisses résiduelles où s'était concentrée la faune avant l'infiltration complète de l'eau ont permis de donner une meilleure image du peuplement (tableau L).

Pour la première fois apparaît l'espèce troglodite, (CHAPPUIS, 1933), *Diacyclops bisetosus* portant ainsi à sept le nombre des formes d'origine épigée. En revanche, *Diacyclops languidoides*, dont on a noté par ailleurs qu'il vivait dans les sédiments au niveau de la voûte mouillante, ne figure pas dans ces prélèvements. Toutes les formes d'origine épigée précédemment citées ont été retrouvées. La fraction la plus

importante est constituée par *Eucyclops serrulatus* (70,08 %), ainsi que par *Acanthocyclops viridis* (24,78 %). Pour ces deux espèces, de même que pour *Paracyclops fimbriatus*, la présence de copépodites à tous les stades de leur développement prouve qu'une population peut se développer dans la réserve d'eau de la voûte mouillante.

On constate enfin, dans de telles conditions, la disparition presque totale de *Speocyclops racovitzai* (0,56 %) qui a vraisemblablement suivi le retrait des eaux pour occuper le milieu interstitiel sous-jacent, milieu très favorable pour cette espèce comme nous l'avons déjà dit.

L'étude des limons résiduels tapissant le fond de la voûte mouillante permet de compléter ces résultats. Ces limons constituent la couche la plus superficielle du remplissage argilo-sableux déposé sur le substrat rocheux ; leur épaisseur est égale à 4 cm. Ils ont été prélevés à deux reprises (du 16 au 19 juillet, et du 15 au 19 octobre 1969) soit quelques heures après l'assèchement complet, soit 24 heures, 48 heures ou 76 heures plus tard. Au total, cinq prélèvements de

(29) L'assèchement complet de la réserve d'eau du siphon paraît survenir très rarement de façon naturelle ; seuls, NÈGRE et HENROT (1947) l'ont observé à ce jour. La construction récente d'un barrage en amont de la voûte mouillante permet de provoquer des assèchements artificiels par dérivation de l'alimentation par le cours d'eau.

TABLEAU LI.

Cyclopides récoltés dans les limons au niveau de la voûte mouillante.

Espèces	♂	♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	2	2			1	2	2	9	5
<i>E. serrulatus</i>	18	20	1	4	14	6	5	68	37,77
<i>P. fimbriatus</i>	30	20	9	7	10	10	6	92	51,11
<i>A. viridis</i>						1	3	5	2,77
<i>D. languidus</i>	2	1					1	4	2,22
<i>D. languidoides</i> ...		1				1		2	1,11
Total des épigés ..								171	95
Total général								180	

TABLEAU LII.

Cyclopides récoltés dans les laisses d'eau de la galerie d'accès.

Espèces	♂	♀	CI	CII	CIII	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	18	16	1	2	9	11	3	60	31,41
<i>E. serrulatus</i>	7	6	2	2	2	1	4	24	12,56
<i>P. fimbriatus</i>	11	16	14	21	19	8	6	95	49,73
<i>A. viridis</i>	2	2				1	1	6	3,14
<i>D. languidus</i>							1	1	0,52
<i>D. languidoides</i> ...	1	2			1		1	5	2,61
Total des épigés ..								131	68,58
Total général								191	

1600 cm³ chacun ont permis l'obtention des Cyclopides dénombrés dans le tableau LI.

Les espèces épigées représentent 95 % du total des récoltes. *E. serrulatus* et *P. fimbriatus* constituant respectivement 37,77 % et 51,11 % du total des individus sont non seulement bien représentés, mais comprennent tous les stades de développement. *Speocyclops racovitzai* est peu abondant (5 %). Ces résultats montrent donc de grandes similitudes avec ceux que l'on obtient en prospectant les laisses d'eau de la voûte mouillante.

En conclusion, les prélèvements accomplis en cours d'assèchement ou dans les limons résiduels permettent de donner une image de la population de Cyclopides que les pêches directes dans la réserve d'eau n'autorisaient pas. Les pourcentages des espèces d'origine épigée (99,43 % et 95 %), très élevés, s'opposent à ceux relevés dans les milieux d'interstices sous-jacents. En revanche, ils s'accordent avec ceux qui ont été observés au niveau des eaux libres du ruisseau souterrain.

En suite du transit d'espèces épigées s'effectuant par l'intermédiaire des eaux courantes, des populations relativement abondantes peuvent s'installer

dans des biefs calmes tels que celui rencontré au niveau de la voûte mouillante.

3) Pêches dans les laisses d'eau de la galerie d'accès.

Nous avons dit que la galerie d'accès est assez régulièrement envahie par les eaux.

Certaines laisses d'eau de crues sont pérennes, d'autres, au contraire, sont temporaires et ne subsistent que pendant quelques jours. Les résultats des pêches dans ces deux types de collections d'eau sont regroupés dans le tableau LII (16 prélèvements).

La proportion de *Speocyclops racovitzai* recueillis dans les laisses de crues (31,41 %) est très comparable à celle calculée à partir des prélèvements dans le ruisseau souterrain (31,02 %). Parmi les espèces épigées, *Eucyclops serrulatus* (12,56 %) et *Paracyclops fimbriatus* (49,73 %) sont encore les formes dominantes, tout comme elles l'étaient dans les filtrages du ruisseau.

Nous pouvons donc admettre que la faune des laisses de crue nous fournit une image fidèle du transport réalisé par les eaux libres en provenance du fond de la cavité. En outre, les individus aban-

donnés lors du retrait des eaux ne constituent jamais de fortes populations.

4) Filtrages au niveau des éboulis de l'entrée de la grotte.

Actives pendant les périodes de hautes eaux, les résurgences temporaires de l'éboulis d'entrée ont fait l'objet de quatre filtrages de vingt-quatre heures chacun. Ces filtrages ont été très partiels, du fait que seulement une fraction des eaux était filtrée, et d'autre part en raison du colmatage rapide des mailles des filets. Ces récoltes fragmentaires ont néanmoins donné quelques Cyclopidés (tableau LIII) ; elles ne peuvent cependant être considérées comme réellement significatives.

tats de tri sont, comme précédemment, partiels en raison du colmatage rapide des filets (tableau LIV).

2) Filtrages de « Bernatas ».

La liste et le nombre des Cyclopidés récoltés en vingt-cinq jours de filtrages figurent dans le tableau LV. De même que pour les « Yeux », ces résultats ne peuvent pas fournir des données quantitatives.

Les filtrages des exutoires pérennes indiquent, en dépit de leur imprécision sur le plan quantitatif des récoltes, que les espèces épigées dominent avec 72,34 % et 93,64 % du total des individus récoltés.

TABLEAU LIII.

Cyclopidés récoltés par filtrages des résurgences temporaires des éboulis d'entrée.

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	3	20				2		25	53,19
<i>E. serrulatus</i>	3	1	1	1	2			8	17,02
<i>P. fimbriatus</i>		2	4	1				7	14,89
<i>A. viridis</i>	1							1	2,12
<i>D. languidus</i>	1	2	1			1		5	10,63
<i>D. languidoides</i> ...	1							1	2,12
Total des épigés ..								22	46,8
Total général								47	

TABLEAU LIV.

Cyclopidés récoltés par filtrages des « Yeux ».

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	6	26				3	4	39	27,65
<i>E. serrulatus</i>	16	16	8	3	6	5	7	61	43,26
<i>P. fimbriatus</i>	8	8	5	6	5	4	2	38	26,95
<i>A. viridis</i>	1	1						2	1,41
<i>D. languidoides</i> ...		1						1	0,7
Total des épigés ..								102	72,34
Total général								141	

On notera toutefois une certaine similitude entre les résultats mis en évidence au niveau du transit dans le ruisseau en étiage, et ceux obtenus dans les laisses d'eau de la galerie d'accès.

b. Analyse des récoltes au niveau des résurgences pérennes.

1) Filtrages des « Yeux ».

Les « Yeux » ont fait l'objet de onze jours de filtrages, en juin 1968 et en décembre 1969. Les résul-

Eucyclops serrulatus et *Paracyclops fimbriatus* forment à eux seuls 70 % et 90 % environ du total des prélèvements. La forme hypogée *Speocyclops racovitzai*, en revanche, est très mal représentée. L'ensemble de ces observations s'accorde avec les résultats déjà acquis sur le peuplement des eaux libres.

c. Conclusions sur les Cyclopidés récoltés dans les eaux libres.

En ce qui concerne les Cyclopidés, les eaux libres du drain du système karstique du Goueil-di-Her,

TABLEAU LV.
Cyclopidés récoltés par filtrages de « Bernatas ».

Espèces	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV	Total	%
<i>Sp. racovitzai</i>	11	16			1		1	29	6,35
<i>E. serrulatus</i>	17	11	18	8	8	9	19	90	19,73
<i>P. fimbriatus</i>	68	71	35	43	56	34	7	314	68,85
<i>A. viridis</i>			8	3		4	1	16	3,50
<i>D. languidoides</i> ...		1				2	4	7	1,53
Total des épigés ..								427	93,64
Total général								456	

qu'elles soient courantes ou stagnantes, sont caractérisées par la présence de nombreux individus appartenant à des espèces épigées. Leur pourcentage varie, en effet, de 68 % à 94 % dans les eaux courantes et s'élève jusqu'à 99 % dans les flaques et les limons résiduels. Au total, sur les 2313 exemplaires recensés, 245 *Speocyclops racovitzai* seulement ont été récoltés, soit 10,59 % de l'ensemble des prélèvements.

Ces chiffres s'opposent donc de façon remarquable à ceux obtenus au niveau des eaux interstitielles dans lesquelles prédomine *Speocyclops racovitzai*.

F. Conclusions.

Au terme de cet exposé relatif au Goueil-di-Her qui constitue l'exemple d'un drain situé dans la partie supérieure du karst noyé, plusieurs remarques peuvent être formulées ; elles rendent compte de la nature de ce milieu d'une part, et des modalités de son peuplement d'autre part :

— Les eaux qui circulent dans cette cavité proviennent en grande partie de l'infiltration de cours d'eau subaériens du massif d'Arbas. Leurs caractères physico-chimiques sont donc sujets à des variations en relation avec les phénomènes climatiques extérieurs. Deux facteurs, sur lesquels j'ai plus particulièrement fait porter mes observations, la température et la résistivité des eaux, mettent en évidence l'existence d'un cycle annuel ; à ces variations saisonnières s'ajoutent des variations que l'on peut qualifier d'instantanées par opposition avec les précédentes ; elles se trouvent en relation avec les précipitations.

— Les galeries du Goueil-di-Her sont fréquemment envahies par les eaux qui les noient en partie ou en totalité à l'époque des crues. Ces crues provoquent

des bouleversements violents qui paraissent être le caractère fondamental de cette région du karst.

— Le lit du cours d'eau souterrain présente un remplissage alluvionnaire dont les analyses granulométriques ont dénoté l'homogénéité. L'alternance de bancs fins et grossiers dans ces matériaux marque la succession de circulations rapides (crues) et lentes (décrues et étiages) auxquelles est soumise cette partie du système.

Ainsi, les différents biotopes que l'on rencontre dans la grotte du Goueil-di-Her présentent des variations qui ne sont pas négligeables ; elles prouvent l'instabilité d'un tel milieu.

Ces différents caractères ne plaident pas, *a priori*, en faveur de l'existence d'abondantes populations à ce niveau. Mais l'étude prolongée d'un tel système conduit à reconnaître l'abondance de ce peuplement, qui renferme de nombreuses espèces aquatiques souterraines (12 espèces dont 9 Crustacés) auxquelles il convient d'ajouter les formes d'origine épigée (22 espèces).

L'étude des Cyclopidés permet de montrer clairement la composition des populations propres à ce drain :

— Deux espèces hypogées, *Speocyclops racovitzai* et *Sp. anomalus* (cette dernière est très rare), cohabitent avec sept formes d'origine épigée : *Eucyclops serrulatus*, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Diacyclops bisetosus*, *D. languidus* et *D. languidoides*.

La seule analyse qualitative de la faune souligne donc déjà, les relations étroites qui s'instaurent entre le milieu souterrain et le monde extérieur.

— Les 3473 individus capturés prouvent que les Cyclopidés forment des populations distinctes selon

les biotopes. En effet, si *Speocyclops racovitzai* participe dans la proportion de 90 % en moyenne à l'ensemble du peuplement des milieux interstitiels, il ne représente plus que 10,6 % environ des individus récoltés en eaux libres. A ce niveau, les espèces d'origine épigée atteignent leur maximum de fréquence avec des pourcentages variant entre 68 % et 94 % dans les eaux libres courantes, entre 68 % et 99 % dans les eaux libres stagnantes.

Cette dualité du peuplement permet de mieux comprendre le mode de colonisation des cavités souterraines par les Cyclopidés.

Nous avons dit que le transit des Cyclopidés dans le ruisseau souterrain concerne essentiellement les formes d'origine épigée. Cette observation est confirmée par les résultats obtenus au niveau des exutoires. Ce transport est, sans aucun doute, à l'origine de la composition faunistique très particulière des populations mises en évidence dans les collections d'eaux stagnantes et pérennes, l'exemple le plus caractéristique étant fourni par la réserve d'eau de la voûte mouillante alimentée par le ruisseau souterrain.

Il est également aisé de comprendre la nature du peuplement des laisses d'eau de la galerie d'accès. On sait qu'en périodes de hautes eaux cette galerie est noyée grâce aux apports venus de l'amont. Les populations des laisses d'eau offrent donc une « image » du transit réalisé par les eaux courantes. Les crues répétées ne permettent pas l'installation d'une population à partir des animaux abandonnés lors des décrues, ce qui rend compte de la pauvreté relative des récoltes effectuées dans la galerie d'accès.

A l'opposé de ces eaux libres à régime très perturbé, le milieu interstitiel apparaît au contraire très stable. On sait que la vitesse du courant, dans les terrains à porosité d'interstices, demeure toujours faible. C'est là que les formes hypogées microscopiques forment leurs plus abondantes populations.

Ces résultats relatifs aux Cyclopidés, déjà signalés dans un travail antérieur (LESCHER-MOUTOUÉ et

GOURBAULT, 1970 b), sont analogues à ceux obtenus par ROUCH (1971) au sujet des Harpacticidés. Cet auteur a montré que les individus appartenant aux espèces hypogées *Nitocrella subterranea*, *N. gracilis*, *Ceuthonectes gallicus* et *Elaphoidella infernalis* composent 74 à 95 % de la population vivant dans les sédiments profonds. Les individus épigés dominent, en revanche, dans les eaux libres (68 à 88 % de la population).

Bien que le transit des Cyclopidés hypogés au sein du massif d'Arbas soit loin d'être négligeable, les captures au niveau des exutoires ne donnent pas une représentation exacte de la richesse de ces peuplements. En effet, *Speocyclops racovitzai*, grâce à son mode de vie interstitiel dans la galerie du Goueil-d'Her, échappe à l'entraînement par les eaux courantes, en particulier au moment des hautes eaux.

Il convient donc de retenir, en conclusion de cette étude, qu'au niveau des drains de la zone noyée karstique, caractérisés par des écoulements de type torrentiel, les remplissages alluvionnaires constituent le biotope le plus favorable au développement des populations de Cyclopidés hypogés. Ils s'opposent aux eaux libres qui transportent de façon permanente les formes d'origine épigée. Ces observations apportent la preuve des relations étroites qui s'instaurent entre le monde souterrain et les milieux superficiels. Il convient de signaler à ce sujet que, dès le début du siècle, КОФИН (1899) puis SCOTT (1909) ont montré que le plancton de deux rivières souterraines des Etats-Unis est composé par des formes d'origine épigée entraînées, selon ces auteurs, depuis les mares temporaires situées dans les dolines.

Cependant, dans la plupart des cas, la partie supérieure du karst noyé n'est pas accessible. Il devient alors nécessaire d'utiliser des méthodes indirectes telles que le filtrage continu des exutoires qui permet, pour certains groupes notamment, de dresser un bilan concernant l'ensemble du « volume dynamique ». Les deux exemples qui seront évoqués dans les lignes suivantes ont pour but d'illustrer ce deuxième aspect des recherches, au niveau de la zone noyée des karsts.

II. SYSTÈME KARSTIQUE DE MOULIS.

Commune de Moulis, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000^e, Saint-Girons n° 1. Résurgence de Labant : x = 498,3 ; y = 74,3 ; z = 430.

La grotte-laboratoire du Centre national de la recherche scientifique se développe au sein du système karstique de Moulis, creusé dans la montagne de Sourroque (fig. 34). Le ruisseau qui la parcourt, alimente la résurgence de Labant qui se déverse dans

le Lez. Des colorations ont indiqué que cette résurgence est également alimentée par des apports d'eau en provenance d'une perte du ruisseau subaérien, le Sour (perte du moulin de Remillasse ; COIFFAIT, 1959).

Un captage réalisé à dix mètres environ en amont de l'exutoire permet d'accéder aisément au niveau du drain qui conduit les eaux souterraines vers la surface.

Les récoltes ont été effectuées par la méthode de filtrage continu. Pendant la période d'observations, la température de l'eau est demeurée comprise entre 11,15°C et 11,9°C.

1. ASPECT QUALITATIF.

Les Gastéropodes, très nombreux, appartiennent aux espèces **Moitessieria simoniana*, *Horatia minuta* et *Bythinella* sp. Le Triclade **Plagnolia vandeli* n'a été récolté qu'en un seul exemplaire.

Je n'ai pas mentionné dans la liste donnée ci-dessous, les Crustacés tels que Gammarus et Daphnies qui sont les hôtes accidentels des eaux souterraines.

1 — Ostracodes : **Pseudocandona* aff. *compressa* (Koch, 1837), **Pseudocandona* n. sp., *Potamocypris* aff. *wolfi*, *Ilyocypris* sp.

2 — Copépodes. — Harpacticides : **Parastenocaris diana* Chappuis, 1955, **Nitocrella subterranea*, *Limocamptus echinatus*, *Bryocamptus zschokkei*, *Attheyella crassa*, *Moraria brevipes* (Sars, 1863).

— Cyclopides : *Eucyclops serrulatus*, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops robustus*, **A. stammeri westphalicus*, *A. viridis*, *Diacyclops bisetosus*, *D. languidus*, *D. languidoides*, *Microcyclops* sp., **Speocyclops racovitzai sandetsi*, **Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, **Graeteriella unisetigera*, **G. brehmi*.

3 — Isopodes. — Microparasellidae : **Microcharon rouchi*.

— Stenasellidae : **Stenasellus virei hussoni*.

4 — Amphipodes. — Gammaridae : **Niphargus* groupe *longicaudatus* (Costa, 1854), **Niphargus* groupe *kochianus*, **Niphargus gineti*, **Salentinella petiti* COINEAU, 1963, **Salentinella gineti* BALAZUC, 1957.

— Ingolfiellidae : **Balcanella thibaudi* (COINEAU, 1968).

Parmi les dix-sept espèces de Crustacés hypogés recensées au niveau de la résurgence du système de Moulis, certaines se rencontrent indifféremment dans les milieux perméables en petit et dans les milieux

perméables en grand. C'est le cas de *Speocyclops racovitzai sandetsi*, de *Graeteriella brehmi*, d'*Acanthocyclops stammeri westphalicus*, de *Nitocrella subterranea* et des espèces appartenant au genre *Niphargus*.

En revanche, *Parastenocaris diana*, *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, *Graeteriella unisetigera*, *Microcharon rouchi*, *Salentinella gineti*, *S. petiti*, *Balcanella thibaudi* sont soit constamment, soit le plus souvent, récoltés dans des aquifères de type interstitiel. Seul, *Stenasellus virei hussoni* est inféodé aux eaux karstiques.

Il convient donc de souligner la grande hétérogénéité du peuplement des eaux qui circulent à la base du massif de Sourroque.

En effet, alors que *Salentinella gineti*, *S. petiti* et *Balcanella thibaudi* demeurent inconnues dans les cavités de ce massif (CALIMAN, 1967), elles ont été signalées dans le sous-écoulement de plusieurs cours d'eau du bassin du Salat (BOU et ROUCH, 1967 ; GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968). Il en est de même pour *Microcharon rouchi*, *Parastenocaris diana*, *Acanthocyclops stammeri westphalicus* et *Graeteriella unisetigera*, espèces dont on sait qu'elles vivent dans le milieu hyporhéique du Salat et de ses affluents (ROUCH, 1968 a ; GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1968).

Cependant, ces conclusions ne sauraient être retenues qu'avec une certaine prudence car les investigations de ces dernières années ont prouvé que maintes espèces, inconnues dans la zone d'infiltration, et par ailleurs réputées interstitielles, devaient être considérées comme des hôtes habituels de la zone noyée des karsts.

En ce qui concerne les Cyclopides, nous devons noter la coexistence d'espèces troglaphiles (*Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops viridis*), d'espèces troglodytes (*Tropocyclops prasinus*, *Acanthocyclops robustus*, *Diacyclops languidus*, *D. languidoides* et *D. bisetosus*), et de formes strictement inféodées aux eaux souterraines telles que : *Acanthocyclops stammeri westphalicus*, *Speocyclops racovitzai sandetsi*, *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, *Graeteriella unisetigera* et *G. brehmi*.

Cette analyse qualitative prouve donc une fois encore, la diversité du peuplement de la zone noyée des karsts. Elle confirme ce qui a déjà été dit plus haut portant sur les échanges qui s'instituent entre les eaux des milieux épigés et des biotopes souterrains.

2. ASPECT QUANTITATIF.

Une série de filtrages, effectuée du 21 novembre 1968 au 28 mars 1969, a permis d'aborder l'étude de

TABLEAU LVI.

Résultats des filtrages effectués à la résurgence de Labant.

	21.XI.1968 au 28.III.1969		23.III.1969	
	Total	%	Total	%
Ostracodes	107	4,97	2	0,46
Harpacticides	1633	7,58	37	8,56
Cyclopides	18166	84,41	352	81,48
<i>St. virei hussoni</i>	188	0,87	11	2,54
<i>Microcharon rouchi</i>	147	0,68	5	1,15
<i>Niphargus</i>	1043	4,84	14	3,24
Salentinelles	227	1,05	10	2,31
<i>Balcanella thibaudi</i>	10	0,04	1	0,23
Total	21 521		432	

la composition de la biocénose réalisée dans la zone noyée du système de Moulis. Les résultats globaux sont comparés à ceux d'un prélèvement partiel d'une durée de vingt-quatre heures exécuté le 23 mars 1969 (tableau LVI).

Ce tableau montre que les pourcentages relatifs aux individus de chaque groupe sont très voisins, qu'il s'agisse de l'ensemble des récoltes ou d'un prélèvement partiel.

Les Cyclopides constituent le matériel le plus abondamment représenté (81 % à 84 %) alors que les Harpacticides ne forment qu'environ 8 % des récoltes. Les Cyclopides, avec près de 90 % du total des Crustacés recueillis, se prêtent donc particulièrement bien à l'analyse des transits réalisés dans la zone noyée du karst de Moulis. Etant donné le grand nombre de spécimens récoltés il devient également possible de reconnaître la structure de la population qu'ils composent ; ils se répartissent de la façon suivante :

- 45 *Eucyclops serrulatus* : 9 mâles, 8 femelles, 28 copépodites.
- 14 *Tropocyclops prasinus* : 6 mâles, 6 femelles, 2 copépodites.
- 101 *Paracyclops fimbriatus* : 30 mâles, 41 femelles, 30 copépodites.
- 20 *Acanthocyclops robustus* : 4 mâles, 6 femelles, 10 copépodites.
- 13 **A. stammeri westphalicus* : 4 mâles, 1 femelle, 8 copépodites.
- 41 *A. viridis* : 11 mâles, 5 femelles, 25 copépodites.
- 7 *Diacyclops bisetosus* : 1 mâle, 2 femelles, 4 copépodites.

- 37 *D. languidus* : 15 mâles, 11 femelles, 11 copépodites.
- 10 *D. languidoides* : 1 mâle, 3 femelles, 6 copépodites.
- 39 *Microcyclops* sp. : 20 mâles, 15 femelles, 4 copépodites.
- 7 **Speocyclops racovitzai sandetsi* : 1 mâle, 6 femelles.
- 13 **Sp. racovitzai* cf. *boscensis* : 12 femelles, 1 copépodite V.
- 1 **Graeteriella unisetigera* : 1 copépodite V.
- 4 **G. brehmi* : 4 femelles.

Parmi les 352 Cyclopides examinés, 10,79 % d'entre eux appartiennent à des formes hypogées ; 28,69 % des exemplaires se rattachent à *Paracyclops fimbriatus* et 12,78 % à *Eucyclops serrulatus*. Ces deux espèces sont donc dominantes, tout comme elles l'étaient aussi dans la rivière souterraine du Goueil-di-Her (26,53 % d'*E. serrulatus* et 27,75 % de *P. fimbriatus*) ainsi qu'au niveau des résurgences de ce système (jusqu'à 43,26 % d'*E. serrulatus* et 68,85 % de *P. fimbriatus*).

Nous admettons que le faible pourcentage des formes d'origine hypogée, observé dans ce prélèvement, tient au fait que seuls les individus vivant en eau libre ont été entraînés car les espèces hypogées du genre *Speocyclops* colonisent de façon préférentielle les milieux d'interstices.

3. CONCLUSIONS.

Plusieurs points se dégagent de ces observations :

- Les dix-sept espèces de Crustacés hypogées obtenues en filtrant les eaux de la résurgence de Labant

expriment la grande diversité du peuplement au niveau de la zone noyée du système karstique de Moulis. Ce résultat confirme les données recueillies lors de l'étude du système du Goueil-di-Her (12 espèces souterraines).

— Les Crustacés hypogés recensés se rattachent à des lignées dont les habitats de prédilection sont différents. Les uns apparaissent jusqu'à récemment comme plus particulièrement inféodés aux eaux interstitielles dans les Pyrénées centrales ; d'autres au contraire sont caractéristiques des terrains karstiques, tandis que certains peuplent indifféremment ces deux types de milieux aquatiques.

— Les Cyclopidés correspondent aux Crustacés les mieux représentés dans les eaux qui parviennent aux résurgences ; ils composent en effet 84 % du total

des individus récoltés pendant quatre mois de filtrage continu (18 166 Cyclopidés, pour un total de 21 521 Crustacés). L'étude d'un prélèvement a permis d'indiquer les particularités de la population recueillie.

Les Cyclopidés hypogés, *Acanthocyclops stammeri westphalicus*, *Speocyclops racovitzai sandetsi*, *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, *Graeteriella unisetigera* et *G. brehmi* ne constituent que 10,8 % des individus récoltés. Cette valeur, très voisine de celle mise en évidence dans les eaux libres du Goueil-di-Her (10,6 %) conduit à admettre qu'au niveau de la partie supérieure du karst noyé, le filtrage des exutoires pourrait donner une image imparfaite du peuplement de cette zone par les Cyclopidés. Nous avons reconnu en effet que les espèces du genre *Speocyclops* colonisent de préférence, tout au moins dans les drains, les milieux interstitiels.

III. SYSTÈME KARSTIQUE DU BAGET.

Commune d'Engomer, Ariège.

I.G.N., carte de la France au 20 000^e, Aspet n° 4. Exutoire de Las Hountas : x = 493,4 ; y = 73,69 ; z = 505.

Le système du Baget appartient au massif karstique de l'Estelas-Balaguères (fig. 33) ; il a fait l'objet de travaux récents d'ordre climatologique (ANDRIEUX, 1972), géologique et hydrogéologique (MANGIN, 1970 a) et biologique (ROUCH, 1968 a, 1970 a, 1972).

Le bassin versant de ce système offre une superficie de l'ordre de 11,4 km² ; il est situé à une altitude moyenne de 930 m. A la suite d'une étude poursuivie de mai 1968 à décembre 1969, MANGIN (*op. cit.*) a obtenu les données suivantes : débit moyen mensuel minimal égal à 0,060 m³/s en septembre 1970 ; débit moyen mensuel maximal de 1,508 m³/s en février 1971 ; la minéralisation moyenne des eaux se traduit par une résistivité de l'ordre de 3600 Ω -cm à 20°C (de 3160 Ω -cm à 4800 Ω -cm). La température des eaux au niveau de l'exutoire s'élève, en période d'étiage, à 10,25°C ; en période de crue elle s'abaisse jusqu'à la valeur de 9,6°C.

La partie inférieure du système du Baget n'est pas pénétrable à l'homme. C'est pourquoi, l'étude faunistique de sa zone noyée a été abordée en pratiquant des filtrages de type continu au niveau de Las Hountas, exutoire principal du système.

Le transit, à l'intérieur de ce système, de nombreuses espèces d'origine épigée et hypogée, et le mécanisme des sorties d'animaux — essentiellement des Harpacticides — au moment des crues, ont fait l'objet de plusieurs travaux de la part de ROUCH (*op. cit.*).

J'analyserai ci-dessous la population de Cyclopidés expulsés au niveau de l'un des griffons de Las Hountas pendant la crue du 6 au 9 janvier 1971 qui correspond à la fin de l'étiage estival de 1970 (30).

Les filtrages ont été réalisés à l'aide d'un filet en gaze à bluter (maille de 95 μ) ; la plupart d'entre eux correspondent à une heure de récolte. Cette étude porte sur un total de trente et une heures de prélèvements.

1. LISTE DES CYCLOPIDES.

Eucyclops serrulatus, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops viridis*, *A. venustus*, *Diacyclops bisetosus*, *D. languidoides*, **Speocyclops racovitzai liquensis*, **Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, **Sp. anomalus*, **Sp. kieferi*.

La coexistence de quatre espèces et sous-espèces appartenant au genre troglobie *Speocyclops* est particulièrement remarquable. Seule, la forme *Sp. racovitzai liquensis* est bien représentée, les autres n'apparaissent que de façon sporadique ; j'ai signalé, par ailleurs, que *Sp. kieferi* et *Sp. racovitzai* cf. *boscensis* sont fréquents dans les nappes superficielles suspendues, tandis que *Sp. anomalus* est toujours très rare dans les types de milieux prospectés.

Les sept espèces d'origine épigée sont toutes communes dans les eaux souterraines ; *Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops serrulatus* et *Acanthocyclops viridis* manifestent en particulier des mœurs nettement troglaphiles.

(30) Je remercie bien vivement M. Raymond ROUCH à qui je dois ces intéressantes récoltes.

Il convient de souligner que par pêches exécutées dans les gours de la grotte de Sainte-Catherine, cavité annexée au système du Baget, trois espèces seulement avaient été reconnues : *Sp. racovitzae liquensis* (CHAPUIS et KIEFER, 1952), *Diacyclops bisetosus* et *D. languidoides* (récolte du 17 février 1966).

L'abondance des captures obtenues en suite de filtrages continus au niveau des exutoires est donc à nouveau confirmée. Le plus souvent, en effet, ils permettent non seulement d'établir des listes faunistiques beaucoup plus complètes, mais encore de mettre en évidence le transit des formes d'origine épigée. La richesse de ces peuplements souterrains est particulièrement bien démontrée par les récoltes effectuées dans le système du Baget qui abrite trente-deux espèces de Copépodes Harpacticides et Cyclopides.

2. ÉTUDE QUANTITATIVE POURSUIVIE AU COURS D'UNE PÉRIODE DE CRUE.

Les tableaux LVII à LX fournissent le détail des Cyclopides recueillis. Sur la figure 56 est indiqué le nombre d'individus décomptés, ainsi que le débit moyen horaire de la résurgence (données de A. MANGIN et de R. ROUCH).

1462 exemplaires de Cyclopides ont été capturés au total ; les moyennes horaires des récoltes faites entre le 6 et le 9 janvier sont respectivement de 113, 51, 22 et 13 individus. L'abondance des sorties de Cyclopides pendant la période de montée des eaux, avant même que la crue n'atteigne son maximum

d'intensité mérite d'être soulignée ; il s'agit là d'une *réponse rapide* à l'impulsion donnée au système. Par la suite, et bien que les débits ne diminuent que lentement, le nombre de Cyclopides obtenus décroît de façon notable. Ce type de réponse est identique à celui observé pour les Harpacticides lors de la même crue et paraît lié à la structure de l'aquifère karstique.

Parmi les formes hypogées, l'essentiel des biotes est fourni par *Speocyclops racovitzae liquensis* dont les 178 exemplaires se répartissent ainsi :

Date	♂	♀	CI	CH	CHH	CIV	CV
6 janvier	42	23	3	5	6	13	9
7 janvier	23	18	4	2	8	6	2
8 janvier	4	9				1	

Néanmoins, le pourcentage du genre *Speocyclops* par rapport au total des récoltes reste toujours faible ; égal, en moyenne à 13,06 %, il atteint un maximum de 16,54 % le second jour de filtrage (7 janvier) ; il s'annule pratiquement le 9 janvier puisque ne figure qu'une seule femelle de *Sp. anomalus* parmi les 92 Cyclopides capturés.

Au contraire, les valeurs des pourcentages des formes d'origine épigée sont toujours très élevées et s'établissent entre 83,45 % et 98,92 %. *Eucyclops serrulatus* et *Paracyclops fimbriatus* constituent les espèces les plus abondantes. Leurs pourcentages

TABLEAU LVII.

Cyclopides récoltés à Las Hountas au cours de la journée du 6 janvier 1971.

Heures	10-11 h	11-12 h	12-14 h (*)	14-15 h	15-16 h	16-17 h	17-18 h	Total	%
Débits l/s	596	619	659	676	679	682	673		
<i>Sp. r. liquensis</i>	12	5	18	17	27	8	14	101	12,80
<i>Sp. r. cf. boscensis</i> ...					1	1	1	2	0,25
<i>Sp. anomalus</i>					1			1	0,12
<i>Sp. kieferi</i>		2	1		1			4	0,50
Total des hypogés	12	7	19	17	29	9	15	108	13,68
<i>E. serrulatus</i>	73	82	61	52	72	43	58	441	55,89
<i>T. prasinus</i>		1		1		1		3	0,38
<i>P. fimbriatus</i>	27	39	33	24	24	23	15	185	23,44
<i>A. viridis</i>	2	1	4		1		1	9	1,14
<i>A. venustus</i> ...						7	1	8	1,01
<i>D. bisetosus</i>	3	7	6	3	2			21	2,66
<i>D. languidoides</i>	1	7	1		2	1	2	14	1,77
Total des épigés	106	137	105	80	101	75	77	681	86,31
Total général	118	144	124	97	130	84	92	789	

(*) Ce prélèvement correspond à une heure de filtrage (ROUCH, 1972).

TABLEAU LVIII.

Cyclopides récoltés à Las Hountas au cours de la journée du 7 janvier 1971.

Heures	10-11 h	11-12 h	12-16 h	16-17 h	17-18 h	Total	%
Débits l/s	550	545	526	515	506		
<i>Sp. r. liquensis</i> ...	7	8	35	5	8	63	15,55
<i>Sp. r. cf. boscensis</i> .				2		2	0,49
<i>Sp. anomalus</i>				1		1	0,24
<i>Sp. kieferi</i>		1				1	0,24
Total des hypogés ..	7	9	35	8	8	67	16,54
<i>E. serrulatus</i>	38	27	92	17	26	200	49,38
<i>T. prasinus</i>		1				1	0,24
<i>P. fimbriatus</i>	14	16	53	10	19	112	27,65
<i>A. viridis</i>	1		1			2	0,49
<i>A. venustus</i>			1		1	2	0,49
<i>D. languidoides</i> ..		4	14	3		21	5,18
Total des épigés ..	53	48	161	30	46	338	83,45
Total général	60	57	196	38	54	405	

TABLEAU LIX.

Cyclopides récoltés à Las Hountas au cours de la journée du 8 janvier 1971.

Heures	10-11 h	11-12 h	12-16 h	16-17 h	17-18 h	Total	%
Débits l/s	452	451	445	430	425		
<i>Sp. r. liquensis</i> ...	4	3	6	1		14	8,00
<i>Sp. kieferi</i>				1		1	0,57
Total des hypogés ..	4	3	6	2		15	8,57
<i>E. serrulatus</i>	19	16	38	14	7	94	53,71
<i>P. fimbriatus</i>	12	7	28	7	3	57	32,57
<i>A. viridis</i>		1				1	0,57
<i>D. bisetosus</i>					1	1	0,57
<i>D. languidoides</i> ..	1	3	3			7	4,00
Total des épigés ..	32	27	69	21	11	160	91,42
Total général	36	30	75	23	11	175	

TABLEAU LX.

Cyclopides récoltés à Las Hountas au cours de la journée du 9 janvier 1971.

Heures	9-10 h	10-11 h	11-16 h	Total	%
Débits l/s	352	345	320		
<i>Sp. anomalus</i>			1	1	1,07
<i>E. serrulatus</i>	8	13	34	55	59,13
<i>P. fimbriatus</i>	4	5	27	36	38,70
<i>D. languidoides</i>			1	1	1,07
Total des épigés	12	18	62	92	98,92
Total général	12	18	63	93	

demeurent, au cours de ces quatre jours d'étude, relativement constants ; ils varient de 49,38 % (7 janvier) à 59,13 % (9 janvier) pour *E. serrulatus*, et de 23,44 % (6 janvier) à 38,70 % (7 janvier) pour *P. fimbriatus*. Le nombre élevé d'individus expulsés (790 *E. serrulatus*, soit : 178 mâles, 215 femelles, 397 copépodites ;

En revanche, les espèces *Tropocyclops prasinus*, *Acanthocyclops viridis*, *A. venustus*, *Diacyclops bisetosus* et *D. languidoides* apparaissent plus rarement dans les filtrats ; il s'agirait, dans leur cas, d'un simple transit dans les drains du système à partir des circulations d'eau de surface.

La valeur quotidienne de l'« hémorragie » des Cyclopidés pour l'ensemble de Las Hountas peut être estimée en tenant compte de la relation qui unit les débits du griffon filtré à ceux de la totalité de l'exutoire (voir ROUCH, 1972, p. 171). Les résultats donnés au tableau LXI ont été obtenus par planimétrie de la surface déterminée par la courbe tracée à partir des différentes valeurs ponctuelles calculées.

Ces chiffres, qui expriment l'importance du phénomène d'« hémorragie » que subissent les Cyclopidés, impliquent la présence d'abondantes populations à l'intérieur du système karstique du Baget.

Par ailleurs, l'ensemble de ces observations permet d'établir une comparaison avec les données acquises lors de l'étude du système karstique du Goueil-di-Her. La population de Cyclopidés mise en évidence dans les eaux libres courantes de ce système offre la structure suivante : les *Speocyclops* constituent en moyenne 10,6 % de la totalité de la population ; les pourcentages des formes épigées varient entre 68 % et 99 %, avec comme espèces dominantes *Eucyclops serrulatus* et *Paracyclops fimbriatus*. Le filtrage de Las Hountas a fourni les pourcentages suivants : *Speocyclops* : 13,06 % ; *E. serrulatus* : 54,03 % ; *P. fimbriatus* : 26,67 % ; les huit autres espèces ne représentent que 7 % de la population étudiée.

La concordance de ces résultats est surprenante ; elle conduit à penser que, comme je l'ai souligné dans le cas du système de Moulis, le filtrage des exutoires ne donne qu'une image partielle du peuplement des Cyclopidés.

TABLEAU LXI.

Estimation de la valeur quotidienne de l'« hémorragie » des Cyclopidés pour l'ensemble de Las Hountas.

Date	<i>Speocyclops</i>	Cyclopidés épigés	Total
6 janvier (*)	6402	40 398	46 800
7 janvier	7658	38 642	46 300
8 janvier	1834	19 566	21 400
9 janvier	106	9 794	9 900
Total	16 000	108 400	124 400

(*) Les données de cette journée concernent quatorze heures de filtrage.

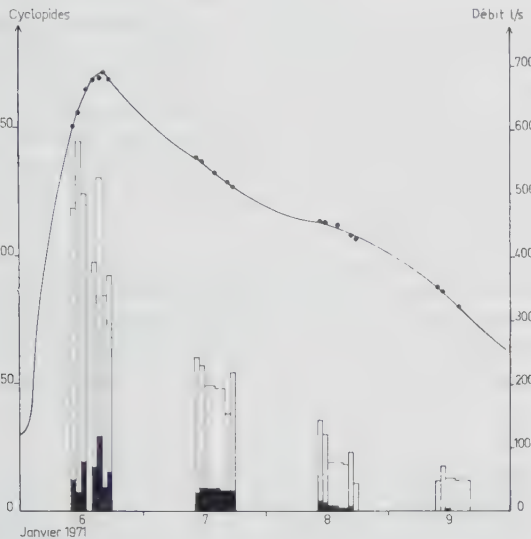


FIG. 56. — Système karstique du Baget ; exutoire de Las Hountas.

Nombre de Cyclopidés récoltés et courbe représentative de la valeur des débits pendant la crue du 6 au 9 janvier 1971.

Sur l'histogramme, les Cyclopidés hypogés sont figurés en noir.

390 *P. fimbriatus*, soit : 99 mâles, 176 femelles, 115 copépodites) et le fait que ces deux espèces sont régulièrement présentes dans tous les prélèvements relatifs à cette période de crue, laissent penser qu'*E. serrulatus* et *P. fimbriatus* forment de véritables populations au sein du système.

3. CONCLUSIONS.

L'étude d'une crue du système du Baget permet de formuler les conclusions suivantes :

— Le système karstique du Baget se caractérise par sa grande richesse en espèces puisque les onze Cyclopidés recensés portent à trente-neuf le nombre total des Crustacés capturés au niveau de la résurgence de Las Hountas.

La faune hypogée est très diversifiée. La faune copépodologique de ce système se compose de quatre Cyclopidés hypogés (*Speocyclops racovitzai liquensis*, *Sp. racovitzai* cf. *boscensis*, *Sp. anomalus*, *Sp. kieferi*) qui s'ajoutent aux huit Harpacticidés souterrains déjà connus (ROUCH, 1970 a, 1972) : *Nitocrella subterranea*, *N. gracilis* Chappuis, 1955, *N. delayi* Rouch, 1970 (c), *Elaphoidella coiffaiti* Chappuis et Kiefer, 1952, *E. bouilloni*, *Antrocamptus catherinae* Chappuis et Rouch, 1960, *Ceuthonectes gallicus* et *Moraria catalana*. Ainsi, avec les Bathynelles, *Stenasellus virei hussoni*, *Microcharon rouchi*, *Niphargus kochianus*, *Salentinella petiti*, *Parasalentinella rouchi* et *Balcanela thibaudi*, c'est à dix-neuf espèces que s'élève le nombre total des Crustacés hypogés.

Les vingt espèces de Copépodes d'origine épigée mises en évidence marquent l'importance des apports d'origine exogène à l'intérieur du karst.

— Les sorties d'animaux les plus abondantes ont lieu pendant la montée des eaux. Le nombre d'individus expulsés décroît par la suite, avant même que la crue ait atteint son maximum d'intensité. Les jours suivants, alors que les débits demeurent relativement élevés, on assiste à une chute brutale de l'« hémorragie » des peuplements souterrains. Ces modalités s'opposent nettement à celles que l'on observe dans le cas d'un terrain à perméabilité d'interstices, comme nous l'avons déterminé au sujet de la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau ; en effet, dans ce type d'aquifère, et bien que l'on note une faible aug-

mentation des sorties d'animaux pendant la période d'accroissement des débits, les expulsions les plus massives se produisent au cours de la décrue.

Ainsi, les données fournies par les Cyclopidés confirment, en les généralisant, les résultats trouvés par ROUCH (*op. cit.*) concernant les Harpacticidés.

— Les espèces *Eucyclops serrulatus* et *Paracyclops fimbriatus* constituent la fraction la plus importante des prélèvements (jusqu'à 49 % et 38 %, respectivement) ; déjà signalé lors de l'étude des eaux courantes du Goueil-di-Her, le transit qui les affecte, loin d'être un phénomène exceptionnel, doit être considéré au contraire comme la preuve de l'existence de populations pérennes réalisées par ces deux formes à l'intérieur du karst.

Les individus appartenant au genre *Speocyclops* présentent, au contraire, des pourcentages peu élevés (13,06 %) ; ce résultat est en accord avec les observations faites au niveau des eaux libres du Goueil-di-Her.

Nous pouvons, par conséquent, augurer que le faible pourcentage de *Speocyclops* capturés à Las Hountas ne traduit peut-être pas la place exacte occupée par ce genre au sein de la population de Cyclopidés vivant dans le système du Baget ; il conviendrait plutôt d'évoquer l'existence de milieux interstitiels dans lesquels, comme au Goueil-di-Her, serait installé de façon préférentielle ce genre hypogé.

— En période de crue, l'estimation des sorties quotidiennes relatives à l'ensemble de Las Hountas, conduit à estimer le chiffre de Cyclopidés expulsés en quatre jours à 124 000, chiffre qui contraste étonnamment avec la pauvreté des récoltes effectuées dans les gours des cavités du système ; ceci incite à penser que de très riches populations sont établies dans ce karst.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Les données écologiques relatives à la partie supérieure de la zone noyée des karsts sont demeurées fragmentaires jusqu'à ces dernières années en raison des caractères qui lui sont inhérents, qu'il s'agisse des variations violentes et brutales des circulations d'eau souterraines ou bien encore des difficultés d'accès à cette région du karst. Par ailleurs, les grandes masses d'eau s'établissant à ce niveau se prêtent mal à une analyse faunistique. C'est pourquoi, les recherches biologiques conduites dans cette zone ont, pendant

longtemps, été délaissées au profit de celles poursuivies dans la zone d'infiltration. Ainsi, en 1967, PLESA note que le ruisseau souterrain de la grotte Vadu-Crisului (Roumanie) est sujet à des crues qui rendent inaccessibles les parties profondes de la grotte dont il étudie la faune des remplissages. Dans son mémoire sur les Harpacticidés hypogés, ROUCH, (1968 a) fait la même observation à propos du réseau de la Pierre-Saint-Martin (Pyrénées-Atlantiques) et de la grotte du Goueil-di-Her (Haute - Garonne).

L'étude de la partie supérieure de la zone noyée du système karstique du Goueil-di-Her (LESCHER-MOUTOUÉ et GOURBAULT, 1970) nous a permis de définir les conditions de vie très particulières réalisées au niveau d'un drain appartenant à un système karstique :

— L'hiver et le printemps correspondent à des régimes de hautes eaux et s'opposent à l'été et à l'automne caractérisés par une période d'étiage. En un an d'observations, vingt crues ont été comptées qui ont noyé en totalité, ou en partie, le niveau inférieur du réseau ainsi demeuré impénétrable pendant près de cinquante jours. Dans le même temps, la plupart des biotopes étaient soumis à des bouleversements profonds.

— Ces fluctuations saisonnières du régime des eaux s'accompagnent de variations de la température et de la résistivité dont l'amplitude est loin d'être négligeable ; elles soulignent l'étroite dépendance du milieu souterrain vis-à-vis des facteurs climatiques extérieurs.

— Les remplissages alluvionnaires, dont seule la partie supérieure est fréquemment remaniée, apparaissent comme relativement stables et s'opposent, de ce fait, au milieu représenté par les eaux libres. Ils offrent une certaine homogénéité et l'alternance de bancs fins et grossiers dénote la succession de circulations rapides, puis plus lentes.

En définitive, les variations brutales du régime des eaux, leur caractère souvent torrentiel, font de cette zone un milieu qui paraît, au premier abord, peu favorable pour l'établissement et le développement d'une riche faune hypogée.

Mon but était, ayant mis en évidence la présence de Cyclopidés dans la zone noyée de trois systèmes karstiques pyrénéens, de reconnaître leurs biotopes préférentiels et de préciser les caractéristiques de ces populations tant du point de vue qualitatif que quantitatif.

Des techniques adaptées aux différents milieux ont été utilisées suivant que les biotopes étaient accessibles ou non. Le Goueil-di-Her a servi, grâce à des récoltes effectuées sur 250 mètres de son cours souterrain, à préciser les modalités du peuplement par les Cyclopidés d'un drain situé dans la partie supérieure du karst noyé. Le système de Moulis et celui du Baget, impénétrables, ont nécessité l'emploi d'une technique indirecte (filtrage de type continu) afin de rendre compte des populations qu'ils hébergent.

Le système karstique du Goueil-di-Her.

Neuf espèces de Cyclopidés ont été dénombrées, soit deux espèces hypogées (*Speocyclops racovitzai*,

Sp. anomalus) et sept formes d'origine épigée (*Eucyclops serrulatus*, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Diacyclops bisetosus*, *D. languidus*, *D. languidoides*). Si l'on ajoute aux Cyclopidés les quinze espèces d'Harpacticidés citées par ROUCH (1971), ce sont donc vingt-quatre Copépodes différents qui peuplent ce drain, ce qui montre la grande diversité de l'association qui se rencontre à ce niveau.

Les espèces du genre *Speocyclops* colonisent essentiellement le milieu interstitiel correspondant aux remplissages alluvionnaires ; à ce niveau, elles représentent 90 % des Cyclopidés récoltés. Les eaux libres du cours d'eau et les laisses attenantes sont au contraire peuplées par des formes d'origine épigée dont les pourcentages varient entre 68 % et 99 %.

Des données exposées dans les pages précédentes on peut conclure que les eaux libres ne constituent pas l'habitat préférentiel de la microfaune souterraine ; le transit de plusieurs espèces d'origine épigée les caractérise et indique les relations qui s'instituent entre les milieux épigé et hypogé, ce qui prouve que le monde souterrain ne doit pas être considéré comme un système fermé et complètement isolé du monde extérieur.

Les systèmes karstiques de Moulis et du Baget.

Le filtrage des exutoires de ces deux systèmes a permis d'aborder, du point de vue qualitatif et quantitatif, l'étude de la population de Cyclopidés vivant dans un karst noyé qui n'est pas directement accessible.

La capture de cinq espèces hypogées et de huit espèces d'origine épigée dans la résurgence de Labant (système de Moulis), de quatre espèces hypogées et de sept espèces d'origine épigée à Las Hountas (système du Baget), prouve que le karst noyé héberge une population de Cyclopidés très diversifiée.

Les pourcentages relativement peu élevés de formes troglobies (10,8 % à la résurgence de Labant, 13,06 % à celle de Las Hountas) sont très comparables à ceux mis en évidence dans les eaux libres du Goueil-di-Her (10,6 %). Ce qui incite à penser que le filtrage des exutoires pourrait ne donner qu'une image partielle de l'exacte composition des populations souterraines à l'intérieur des systèmes, soit qu'elles occupent des biotopes préférentiels (Copépodes et autres groupes vivant dans des milieux interstitiels), soit que les représentants de ces peuplements ne soient pas entraînés lors des crues.

Le grand nombre d'espèces épigées capturées au niveau des exutoires ne doit pas être considéré comme un phénomène accidentel. Il dénote, de façon

remarquable, le rôle que jouent les apports exogènes dans le milieu souterrain.

Des prélèvements, réalisés au niveau de Las Hountas, permettent d'estimer à 124 000 le nombre de Cyclopidés qui ont été expulsés hors du système du Baget lors d'une crue qui a duré quatre jours. Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux relatifs aux Harpacticidés (300 000 lors de la même crue).

Nous dirons, à titre de conclusion, qu'en dépit des fortes perturbations dont elle est l'objet, la partie supérieure des karsts noyés est abondamment peuplée de Cyclopidés. Cette conclusion s'oppose, une fois de plus, à l'affirmation, jadis si répandue, de la pauvreté des peuplements souterrains.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les recherches que j'ai poursuivies sur les Cyclopidés hypogés ont eu pour but essentiel, après une mise au point d'ordre taxonomique et biogéographique qui constitue la première partie de ce mémoire, d'apporter des documents relatifs à la biologie et à l'écologie de ces Copépodes.

Bien représentés d'une façon générale dans les eaux souterraines du versant nord des Pyrénées centrales françaises, et en particulier à proximité du Laboratoire souterrain du C.N.R.S. implanté à Moulis (Ariège), ces Crustacés microscopiques offraient un vaste champ de recherches en raison du faible nombre de travaux qu'ils avaient suscités, hormis ceux consacrés à la systématique.

Chaque chapitre de ce mémoire est accompagné de conclusions détaillées, aussi ne donnerai-je ici qu'une revue des principaux résultats acquis.

Taxonomie et biogéographie.

Toutes les espèces troglobies, troglaphiles ou troglonées recensées dans les eaux souterraines sont classées dans la famille des Cyclopidae (sous-familles des Cyclopinae et des Eucyclopinae). Ce sont les genres *Speocyclops* et *Graeteriella* qui ont retenu particulièrement mon attention puisque ce sont là des formes strictement inféodées aux eaux souterraines continentales.

Le genre *Speocyclops* est relativement bien connu ; il comprend, à l'heure actuelle, trente-huit espèces et sous-espèces décrites. Par contre, le genre *Graeteriella* apparaît peu diversifié ; seules cinq espèces ont été décomptées. Cette « rareté » ne correspond peut-être pas à la réalité, mais plutôt à la faible quantité des prospections. En effet, mes recherches qui se sont limitées au sud de la France m'ont amenée à décrire trois des cinq espèces actuellement recensées.

Alors que l'aire de répartition du genre *Graeteriella* est restreinte à l'Europe continentale, celle du genre *Speocyclops* englobe également les îles méditerranéennes et empiète sur le continent africain. Seuls, *Speocyclops demetiensis* et ses formes affines, ainsi que *Graeteriella unisetigera*, se rencontrent en de nombreuses stations ; ce sont là deux types de répartition que l'on peut qualifier d'exceptionnels. En effet, la plupart des autres espèces rattachées à ces deux genres sont des endémiques strictes ; quelques-unes colonisent les eaux souterraines à l'échelon régional. Cependant, beaucoup d'entre elles sont très étroitement localisées.

Il serait pourtant prématuré de considérer comme définitive la distribution des différentes espèces appartenant à ces deux genres, et encore plus celle des autres formes troglobies. Les prospections entreprises à partir de 1964 m'ont conduite à établir que les Cyclopidés peuplent régulièrement les nappes phréatiques, les terrains karstifiés, de même que les nappes superficielles. C'est ainsi que les récoltes que j'ai effectuées complètent les premiers résultats de CHAPPUIS (1933), de CHAPPUIS et KIEFER (1952) et de LINDBERG (1954), et permettent d'estimer à quarante et un le nombre d'espèces et de sous-espèces que l'on peut inventorier dans les eaux souterraines du sud de la France. Vingt-cinq d'entre elles sont des formes strictement troglobies ; elles appartiennent aux genres *Acanthocyclops* (3), *Mesocyclops* (1), *Speocyclops* (17) et *Graeteriella* (4). Dans cette seule région, ce sont cent treize stations nouvelles de *Speocyclops* et vingt-quatre stations nouvelles de *Graeteriella* qui ont été signalées.

Ainsi convient-il de rappeler l'état lacunaire dans lequel demeurent nos connaissances ayant trait à la taxonomie et à la distribution des Cyclopidés hypogés et, en conséquence, l'intérêt de poursuivre des prospections extensives.

Données biologiques.

Les données relatives à la biologie des Cyclopidés hypogés étaient jusqu'ici extrêmement fragmen-

taires ; seuls GRAETER (1910) et CHAPPUIS (1920) abordé ce problème. Les documents réunis dans le présent mémoire se fondent à la fois sur des résultats concernant les élevages réalisés dans la grotte-laboratoire de Moulis et sur l'analyse des populations dans leur milieu naturel.

La morphologie des spermatophores de plusieurs espèces hypogées a été décrite ; elle ne diffère pas sensiblement de celle des Cyclopidés épigés. Observés le plus souvent après qu'ils aient été apposés sur le segment génital de la femelle, ils sont proportionnellement plus volumineux que ceux des formes épigées.

GRAETER, CHAPPUIS puis GURNEY, ont conclu à l'existence d'une réduction du nombre d'œufs dans les sacs ovigères des Cyclopidés troglobies et troglaphiles. Cette réduction est maximale chez *Graeteriella unisetigera* qui, selon CHAPPUIS (1920), ne possède plus qu'un seul œuf dans chaque sac ovigère. Les élevages m'ont permis de confirmer ces résultats ; chez les espèces hypogées *Speocyclops gallicus*, *Sp. racovitzai*, *Graeteriella unisetigera* et *Acanthocyclops stammeri westphalicus*, les œufs sont pondus deux par deux ; ils restent appendus, mais de façon éphémère, au segment génital de la femelle par un filament ténu. L'absence de sacs ovigères semble caractéristique des genres *Speocyclops* et *Graeteriella*. Cependant, cette condition n'est pas l'apanage des formes troglobies puisque l'on connaît quelques Copépodes épigés portant leurs œufs isolément ; tels sont les Cyclopidés du genre *Goniocyclops* et les Harpacticides du genre *Phyllognathopus*.

Les observations poursuivies sur *Speocyclops gallicus*, *Sp. racovitzai* et *Graeteriella unisetigera*, établissent que le nombre d'œufs pondus est réduit et que les pontes se succèdent suivant un rythme irrégulier. Chez *Sp. gallicus*, le nombre maximal d'œufs émis, répartis sur une durée de six mois, est de vingt-deux. Nous rappellerons également les données de MANFREDI (1923) qui signale qu'*Eucyclops serrulatus* et *Acanthocyclops viridis*, espèces épigées, élaborent respectivement 780 et 420 œufs, en trois mois pour la première espèce et en un mois et demi pour la seconde. Ainsi les Cyclopidés hypogés se conforment-ils à cette loi selon laquelle les formes troglobies pondent un nombre d'œufs très inférieur à celui fourni par les formes épigées appartenant au même groupe.

Quant à la taille des œufs, il est difficile d'établir des termes de comparaison car, sous nos latitudes, aucune espèce épigée ne présente une taille semblable à celle des espèces troglobies. Cependant, le diamètre de l'œuf, par rapport à la longueur du corps de la femelle, demeure toujours proportionnellement supérieur, chez les espèces hypogées, à celui des

espèces épigées. En ce sens, les Cyclopidés hypogés se soumettent à la loi générale à laquelle obéissent les formes troglobies étudiées à ce jour.

Les élevages entretenus au laboratoire m'ont permis de démontrer que le développement postembryonnaire de *Speocyclops gallicus* et de *Sp. racovitzai* comprend six stades naupliens et cinq stades copépodites, alors que celui de *Graeteriella unisetigera* ne comporte que cinq stades naupliens et cinq stades copépodites. L'analyse des données bibliographiques prouve que ces deux modalités de développement se rencontrent également chez les Cyclopidés épigés ; pour *Speocyclops* et pour *Graeteriella* il n'existe donc pas de modifications, du point de vue du nombre des stades de développement, en relation avec leur mode de vie particulier ; l'étude morphologique détaillée de chaque stade juvénile conduit à des remarques identiques. De ce point de vue encore, les Cyclopidés hypogés suivent une règle assez commune aux formes souterraines, puisque, à l'heure actuelle, on peut estimer comme tout à fait exceptionnelles les modifications mises en évidence chez les Coléoptères troglobies (DELEURANCE-GLAÇON, 1963).

Toutefois, des différences notables, par rapport aux espèces épigées, apparaissent quant à la durée du développement. Toutes les observations réalisées dans la grotte de Moulis sur la durée du développement des œufs des Cyclopidés hypogés indiquent qu'à la température de 11,5°C — qui peut être tenue comme optimale — l'éclosion se produit douze à seize jours après la ponte, alors qu'elle ne nécessite que cinq à six jours pour les espèces épigées *Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops serrulatus* et *Diacyclops languidoides*.

En ce qui concerne le développement postembryonnaire des Cyclopidés hypogés qui ont fait l'objet de mes études (*Speocyclops gallicus*, *Sp. racovitzai*, *Graeteriella unisetigera*), sa durée a pu être fixée grâce à mes élevages. Rappelons que les conditions qui règnent dans la grotte-laboratoire de Moulis sont les mêmes, ou très voisines de celles qui sont propres aux cavités naturelles de la région. Entre le moment de la ponte et l'acquisition de la structure adulte, s'écoulent quinze à dix-sept semaines.

Les espèces épigées se développent beaucoup plus rapidement : neuf semaines pour *Paracyclops fimbriatus* élevé à 11,5°C dans la grotte-laboratoire, et deux semaines pour *Eucyclops serrulatus* à 10°C (selon RYLOV, 1948).

Ainsi le développement des Cyclopidés hypogés suit la règle selon laquelle il existe « un ralentissement général de l'ontogenèse des cavernicoles, qu'il s'agisse du développement embryonnaire ou de

la croissance post-embryonnaire » (VANDEL, 1964, p. 441).

Afin de mieux connaître la gamme de températures compatibles avec leur développement, j'ai soumis des œufs de *Speocyclops gallicus* à des températures constantes comprises entre 4°C et 20°C. Le développement embryonnaire est considérablement ralenti par le froid (quarante-six jours en moyenne à 4°C) mais légèrement accéléré par l'élévation de la température (dix jours en moyenne à 16,5°C). A 20°C, le pourcentage d'éclosions atteint seulement 14 %. L'intervalle thermique permettant un développement normal des œufs est donc égal à 12°C (entre 4°C et 16°C), la température optimale se situant aux alentours de 11,5°C (pourcentage d'éclosions égal à 91 %). Toutefois, la température de 16,5°C est létale pour le premier stade nauplien. Cette température relativement basse permet de rendre compte du confinement de cette espèce dans les eaux souterraines. En effet, beaucoup d'animaux hypogés ne sont pas des sténothermes stricts à l'état adulte ; cependant, ils présentent, à un stade ou à un autre de leur développement, une grande vulnérabilité vis-à-vis des températures élevées. Ce phénomène, bien mis en évidence par JAKOBI (1954) sur les Bathynelles, s'applique donc également aux Cyclopidés hypogés.

En élevage, *Speocyclops racovitzai*, *Sp. gallicus* et *Graeteriella unisetigera* se reproduisent toute l'année ; cependant, les éclosions sont plus fréquentes en automne et au printemps. J'ai donc tenté de vérifier l'existence, dans la nature, d'un cycle saisonnier de reproduction. J'ai procédé dans ce but à l'analyse d'échantillons de populations de *Speocyclops racovitzai* (subsp. *sandetsi*) et de *Graeteriella brehmi* rejetés, pendant un an, au niveau des exutoires de la nappe superficielle suspendue de Jouan-d'Arau et du système karstique de La Bièle. La présence de copépodites aux différents stades de leur développement tout au long de l'année, apporte la preuve d'une reproduction ininterrompue. J'ai calculé ensuite la proportion du nombre de copépodites à chaque stade par rapport au nombre total de copépodites, ainsi que la proportion de copépodites I par rapport à l'ensemble des récoltes. Il est apparu que les valeurs de ces rapports se modifient au cours de l'année, ce qui matérialise de façon très significative l'existence de deux périodes pendant lesquelles les copépodites I apparaissent en plus grand nombre. Compte tenu des données relatives aux durées de développement, il est facile d'établir que les pontes dont sont issus les copépodites I ont lieu l'une au printemps, l'autre en automne, et cela aussi bien pour *Speocyclops racovitzai* que pour *Graeteriella brehmi*.

Rappelons encore qu'*Acanthocyclops kieferi* présente une activité reproductrice maximale en

automne et en hiver (PLESA, 1969). L'ensemble de ces données permet de conclure que les Cyclopidés hypogés possèdent un cycle saisonnier de reproduction. Ma conclusion s'accorde aux résultats déjà acquis et portant sur des Crustacés très divers : *Monodella argentarii* (STELLA, 1955), *Microcharon angelieri* (COINEAU, 1971), *Asellus cavaticus* (HENRY, 1964), *Niphargus virei* (GINET, 1960), *Palaemonias ganteri* et *Orconectes pellucidus* (JEGLA, 1966, 1969 ; Poulson et Smith, 1969). Il semble cependant en tous les cas indispensable de doubler les résultats obtenus en élevage par des observations en milieu naturel.

En conclusion, nous retiendrons que, pour les Cyclopidés hypogés, les modalités de la reproduction diffèrent en plusieurs points de celles des formes épigées. Ils n'élaborent pas de sacs ovigères, du moins en ce qui concerne les *Speocyclops*, les *Graeteriella* et l'espèce *Acanthocyclops stammeri westphalicus*, et leurs œufs tombent sur le substrat peu de temps après leur émission ; le nombre total d'œufs émis par chaque femelle est faible. Le nombre de stades, au cours du développement postembryonnaire, est le même chez les formes souterraines et celles qui vivent en surface. En revanche, les durées de développement embryonnaire et postembryonnaire sont beaucoup plus longues que celles propres aux formes épigées. Les *Speocyclops* et les *Graeteriella* se reproduisent toute l'année, avec cependant des maximums d'activité reproductrice à l'automne et au printemps. Bien que la démonstration d'une relation avec le « flood-factor » (HAWES, 1939) reste encore à établir, on doit remarquer que les périodes pendant lesquelles l'activité karstique, et celle de tous les milieux aquatiques en général, est la plus intense, coïncident avec le moment où les reproductions sont les plus nombreuses.

Données écologiques.

Les données sur l'écologie des Cyclopidés souterrains faisaient pratiquement défaut, si l'on excepte les rares indications ayant trait aux biotopes qu'ils peuvent coloniser, indications que l'on retrouve éparpillées dans les travaux de systématique de CHAPPUIS, de KIEFER et de LINDBERG. PLESA, le premier, leur a consacré des observations plus détaillées, soit qu'il soulève le problème de leur survie dans les gours des grottes (1961), soit qu'il étudie le peuplement d'une rivière souterraine (1969).

Aussi, bien que des Cyclopidés aient été signalés dans les deux grands ensembles d'eaux souterraines, les nappes phréatiques et le milieu karstique, on doit reconnaître qu'il n'existait aucun travail approfondi

relatif aux modalités de leur peuplement des eaux souterraines continentales.

Je me suis donc efforcée de les étudier d'un point de vue dynamique en tenant compte, en ce qui concerne les massifs karstiques, des récentes mises au point sur le plan hydrogéologique (GÈZE et MANGIN) et sur le plan biologique (ROUCH). J'ai donc distingué une zone supérieure d'« infiltration » et une zone inférieure « noyée », cette dernière se subdivisant en une partie supérieure où se situent les masses d'eau appartenant au « volume dynamique », et une région plus profonde. Dans le cadre d'une étude s'attachant aux liaisons éventuelles entre la partie supérieure des systèmes karstiques et les terrains perméables en petit, j'ai été amenée à travailler sur les « nappes superficielles suspendues » et à redéfinir le biotope hypotelminorhéique. Les milieux interstitiels alluviaux n'ont pas été considérés dans ces recherches.

Les milieux interstitiels superficiels suspendus.

Au niveau des milieux interstitiels suspendus, il convient de distinguer les ruissellements hypodermiques dans le régolite (milieu hypotelminorhéique) des nappes qui se développent dans le cortex de désagrégation. Dans le premier cas, les réserves sont très peu abondantes et les habitats ainsi réalisés sont toujours précaires. Dans le second cas, au contraire, les réserves peuvent être abondantes.

J'ai donc choisi d'étudier l'aquifère qui alimente la source de Jouan-d'Arau afin de déterminer, tant sur le plan physique que biologique, les caractéristiques d'une nappe se développant dans le cortex de désagrégation.

L'analyse des courbes de tarissement indique qu'il existe à ce niveau des réserves pérennes, et somme toute abondantes (1000 m³ dans le cas de la nappe de Jouan-d'Arau) ; la minéralisation de l'eau est élevée et ne présente pas de modifications notables au cours du cycle annuel, ce qui autorise à placer cet aquifère dans les terrains perméables en petit. La forte teneur en chlorures des eaux, ainsi que les variations thermiques saisonnières (4,6°C d'amplitude annuelle à Jouan-d'Arau) et journalières, démontre la nature superficielle de cette nappe. L'ensemble des caractères mis en évidence, qu'ils soient d'ordre hydrogéologique ou physico-chimique, autorise donc à reconnaître, dans les nappes du cortex de désagrégation, un authentique biotope souterrain.

La prospection biologique menée à Jouan-d'Arau a prouvé que ce milieu peut être richement peuplé. La technique utilisée pour montrer l'existence de populations souterraines a consisté à filtrer de façon continue les exutoires. Quatorze espèces souterraines ont

été ainsi dénombrées ; une est strictement karstique (*Stenasellus virei hussoni*), deux sont d'origine interstitielle (*Microcharon rouchi*, *St. virei virei*), cependant que l'Harpacticide *Antrocamptus longifurcatus* semble inféodé à ces nappes ; les autres espèces peuplent indifféremment les milieux karstiques et interstitiels (Copépodes).

Aux points d'émergence, les sorties d'animaux sont permanentes ; elles sont maximales pendant les périodes de hautes eaux, pour devenir négligeables pendant les étiages estival et hivernal. Bien que, dès le début de la crue, le nombre de Crustacés augmente considérablement, les expulsions les plus abondantes se produisent lors de la décrue. On sait que les vitesses de circulation de l'eau demeurent toujours lentes dans les terrains à perméabilité d'interstices ; aussi doit-on considérer que ce type de sortie représente une réponse tardive à l'impulsion reçue par l'aquifère. Un tel mode de réponse peut être considéré comme caractéristique des nappes superficielles suspendues et, de manière plus générale, des terrains perméables en petit.

Par comparaison avec les réserves de l'aquifère, le nombre de Crustacés expulsés à Jouan-d'Arau (15 948 individus en quatorze mois de filtrage) est considérable. Les Cyclopidés, avec 9914 exemplaires capturés, représentent 62 % du total des Crustacés ; 96 % d'entre eux appartiennent aux formes troglobies : *Speocyclops racovitzai sandetsi*, *Sp. anomalus* et *Graeteriella brehmi* ; *Paracyclops fimbriatus*, espèce troglophile, constitue le reste de la population. Le fait que les rapports entre ces espèces varient peu au cours de l'année, de même que les valeurs de la sex-ratio pour chacune d'entre elles, conduit à admettre que les sorties d'animaux donnent non seulement une bonne image de la structure des populations à l'intérieur du système mais qu'en outre l'équilibre réalisé n'est nullement perturbé par le phénomène d'« hémorragie ». Aussi doit-on penser, eu égard au nombre d'individus entraînés, que des populations très denses sont établies, de façon permanente, en amont de l'exutoire.

Les Cyclopidés hypogés trouvent donc, dans les nappes superficielles suspendues, un habitat favorable dont l'existence ne doit pas être négligée dans le domaine des recherches relatives aux milieux d'interstices.

Le domaine karstique.

La seconde partie de cette étude écologique est consacrée aux systèmes karstiques. J'ai tenté de mettre en évidence la façon dont sont peuplées les différentes zones de ces systèmes par les Cyclopidés.

— La zone d'infiltration et l'aquifère épikarstique.

De manière traditionnelle, l'étude du peuplement de la zone d'infiltration des massifs karstiques était réalisée grâce aux prélèvements effectués dans les diverses collections d'eau des cavités creusées dans la partie supérieure des karsts. Les travaux de ROUCH, puis de DELAY, ont démontré que les pièces d'eau ne constituent pas l'habitat unique des biotes troglobies et qu'il existe un transit régulier de ces formes le long des systèmes de fissures et de fentes qui drainent les eaux en profondeur.

Le problème restait entier de savoir s'il existe, à ce niveau, des réserves pérennes susceptibles d'abriter des populations abondantes, ceci afin de lever une série d'incertitudes quant au lieu d'origine des espèces récoltées dans les cavités de la zone aérée. Certains auteurs, en effet, ont cherché cette origine dans d'autres milieux aquatiques superficiels.

J'ai donc choisi d'étudier, tant du point de vue physique que biologique, l'aquifère qui alimente la fontaine de La Bièle ; il se situe dans la partie haute du système karstique de Moulis.

L'analyse des courbes de tarissement de cet exutoire montre qu'il peut exister, dans la partie supérieure de la zone d'infiltration, un milieu saturé possédant d'abondantes réserves pérennes (25 000 m³ pour un bassin versant de 1 km² à La Bièle). La position superficielle de cet aquifère est prouvée par l'existence de variations thermiques saisonnières et journalières. La minéralisation relativement élevée des eaux, de même que leur teneur en chlorures, confirme ce premier résultat tout en permettant d'affirmer que les vitesses de circulation sont relativement faibles. MANGIN (*in litt.*) a proposé pour ce type d'aquifère le terme d'« aquifère épikarstique ».

Par filtrage continu de la fontaine de La Bièle, j'ai pu établir l'existence d'un peuplement permanent, propre à ce système. Neuf espèces troglobies ont été dénombrées, les unes typiquement karstiques (*Stenassellus virei hussoni*), les autres vivant indifféremment dans le karst ou les nappes phréatiques ; aucune forme exclusivement interstitielle n'a été découverte à ce niveau.

Les sorties d'animaux ont lieu pendant toute l'année ; cependant, elles sont particulièrement nombreuses en périodes de hautes eaux. Contrairement à ce qui a été observé lors des crues dans le cas de la nappe de Jouan-d'Arau, les expulsions sont maximales pendant la montée des eaux, puis diminuent rapidement. Ce type d'« hémorragie » paraît caractéristique des systèmes karstiques, puisque ROUCH (1972) a observé un rythme semblable au niveau de la zone noyée. Il résulte de l'hétérogénéité de l'aquifère karstique, qui s'oppose totalement sur ce point aux aquifères de type interstitiel.

La richesse quantitative des récoltes (85 229 Crus-tacés en treize mois de filtrages partiels) oblige déjà à admettre que l'aquifère épikarstique constitue un habitat abondamment peuplé et non une voie de transit. L'étude des Cyclopidés a permis de confirmer le bien-fondé de cette assertion.

Les Cyclopidés sont représentés par trois espèces hypogées (*Speocyclops racovitzi sandetsi*, *Sp. anomalus*, *Graeteriella brehmi*) et par deux espèces troglaphiles (*Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*) ; ils constituent 80 % des récoltes (68 092 exemplaires). Les formes troglobies atteignent 69 % de l'ensemble. Les rapports entre les différentes espèces, de même que les valeurs de la sex-ratio, qui évoluent peu au cours d'un cycle hydrologique, conduisent à formuler des conclusions analogues à celles découlant de l'étude consacrée à l'aquifère de Jouan-d'Arau : le phénomène d'« hémorragie », pour si important qu'il soit, ne perturbe pas l'équilibre des populations réalisé à l'intérieur du système ; il en fournit donc une image assez fidèle.

L'ensemble de ces données — physiques, chimiques et biologiques — apporte la preuve qu'à la partie supérieure des massifs karstiques peut prendre place un biotope souterrain, aux réserves d'eau abondantes et pérennes ; ses caractéristiques physico-chimiques sont stables par rapport à celles des milieux aquatiques subaériens ; ce biotope héberge des biotes aquatiques hypogées qualitativement bien diversifiés et quantitativement très nombreux.

Ces conditions rendent compte des transits qui s'effectuent au niveau des cavités sous-jacentes, sans qu'il soit nécessaire de faire appel à des apports provenant d'autres milieux aquatiques souterrains.

— La zone noyée.

Les réserves de la partie supérieure de la zone noyée des karsts, pour lesquelles MANGIN a proposé le terme de « volume dynamique », se répartissent, selon cet auteur, en une série de systèmes annexes disposés de part et d'autre d'un axe de drainage. La plupart du temps inaccessible, la zone noyée a fait, depuis peu, l'objet de recherches méthodiques. Les données relatives aux Cyclopidés vivant dans cette région du karst faisaient pratiquement défaut. C'est pourquoi je me suis efforcée de mettre en évidence les modalités de son peuplement par les Cyclopidés, soit en opérant des filtrages au niveau des exutoires, soit en prospectant l'axe de drainage lorsque celui-ci était pénétrable.

Les résultats déduits des filtrages concernent les systèmes de Moulis et du Baget.

Dans le système de Moulis, j'ai découvert dix-sept espèces de Crustacés, ce qui confirme la richesse qualitative de la faune dans la partie inférieure des systèmes karstiques. Les Cyclopides sont particulièrement nombreux dans ce peuplement puisqu'ils représentent entre 81 % et 84 % des animaux expulsés pendant la période de prélèvements. Les cinq espèces troglobies recueillies ne constituent que 10,8 % du total des Cyclopides capturés. La diversité des formes d'origine épigée (huit espèces) traduit l'importance des échanges qui peuvent s'instaurer entre les eaux de surface et les eaux souterraines.

Les résultats relatifs au système du Baget concernent les transits de Cyclopides au cours d'une crue, au niveau de l'exutoire principal dit « Las Hountas ». Onze espèces ont été recensées dont quatre sont des formes troglobies. Les sorties de Cyclopides sont maximales pendant la montée des eaux, puis elles décroissent rapidement. Elles correspondent à un type d'« hémorragie » caractéristique des systèmes karstiques qui peut être opposé aux modalités propres aux milieux d'interstices.

Le nombre d'individus, expulsés en quatre jours hors de l'exutoire de Las Hountas, est estimé à 124 000 Cyclopides, dont 13 % seulement sont fournis par les formes hypogées. Ces chiffres contrastent étonnamment avec les données obtenues grâce à des prélèvements effectués dans les cavités souterraines. Ces populations hypogées peuvent donc être abondantes et, comme nous l'avons déjà démontré pour le système de Moulis, les échanges qui s'établissent avec le milieu superficiel sont loin d'être négligeables.

La troisième étude, consacrée à la zone noyée des karsts, a été poursuivie en faisant appel au système du Goueil-di-Her. Ce système offre l'avantage d'être pénétrable — au moins pendant une période de l'année — le long de son axe de drainage.

Les biotopes réalisés à ce niveau présentent un cycle saisonnier annuel placé sous la dépendance des facteurs climatiques extérieurs. L'hiver et le printemps correspondent à des périodes de hautes eaux, alors que l'été et l'automne sont soumis à un étiage prononcé. Les variations des différents paramètres chimiques, ainsi que les modifications saisonnières de la température, sont étroitement liées au régime des eaux. On ne doit donc plus considérer le domaine souterrain comme un milieu stable et indépendant des facteurs climatiques de la région étudiée.

J'ai poursuivi mes investigations biologiques en tenant compte de deux types d'habitats aquatiques coexistants dans le drain du Goueil-di-Her : d'une part les eaux libres, courantes et stagnantes, et d'au-

tre part les milieux interstitiels constitués par des remplissages alluvionnaires.

Vingt-quatre espèces de Copépodes ont été mises en évidence dans le système du Goueil-di-Her. Les Cyclopides se répartissent entre deux espèces hypogées (*Speocyclops racovitzai*, *Sp. anomalus*) et sept formes d'origine épigée. Les espèces du genre *Speocyclops* peuplent essentiellement les milieux interstitiels ; elles peuvent représenter jusqu'à 90 % des Cyclopides récoltés. Dans les eaux libres, au contraire, dominent les formes d'origine épigée dont les pourcentages varient entre 68 % et 99 %. Cette dualité du peuplement, à ce niveau du karst où se produisent typiquement des crues torrentielles, montre que les milieux interstitiels se révèlent l'habitat de prédilection de la microfaune hypogée. Ils s'opposent donc au domaine des eaux libres marqué par un transit de formes épigées qui souligne, une fois encore, la nature « ouverte » des systèmes karstiques.

Cet exemple du Goueil-di-Her conduit à penser que les filtrages pourraient donner une image imparfaite des populations établies à l'intérieur du karst, dans la mesure où des milieux d'interstices y seraient présents.

La dernière partie de mon mémoire, consacrée à l'écologie des Cyclopides hypogés, démontre donc que les biotopes souterrains susceptibles d'héberger ces microcrustacés sont multiples. Des méthodes appropriées ont permis de déceler d'abondantes populations et de reconnaître les caractéristiques des habitats qui leur donnent asile.

J'ai essayé de prouver l'originalité de deux milieux, à peu près totalement ignorés jusqu'à ce jour : les nappes de cortex de désagrégation et l'aquifère épi-karstique. Leur rôle s'avère fondamental, que ce soit pour le premier milieu quant à l'aire d'extension des formes hypogées, et pour le second dans les recherches concernant les modalités de peuplement de la zone d'infiltration des karsts. L'observation des populations installées au niveau de la zone noyée des karsts m'a permis de souligner leur richesse qualitative et quantitative et de montrer quel est leur biotope préférentiel. Ces exemples prouvent qu'en matière de recherches écologiques les systèmes karstiques doivent être envisagés sous leur aspect dynamique, en tenant compte que les biotopes demeurent sous l'étroite dépendance du milieu extérieur.

Puisse cette étude consacrée aux Cyclopides hypogés avoir fourni quelques éléments pouvant aider à une meilleure connaissance de ce domaine passionnant qu'est le monde souterrain.

TRAVAUX CITÉS.

- ANDRIEU (C.) — 1971 — Le système karstique du Baget (Ariège). I. Sur la thermique des eaux au niveau de l'exutoire principal (note préliminaire) (Recherches sur les eaux souterraines, 18). *Ann. Spéléol.*, 27, 3, p. 525-541.
- ANGELIER (E.) — 1953 — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, 2, p. 37-161.
- AMELINA (L.) — 1927 — Die Süßwasser Cyclopiden Larva. *Trudy kosin. biol. Sta.*, 6, p. 31-39.
- ARMITAGE (K.) et J. TASH — 1967 — The life cycle of *Cyclops bicuspidatus thomasi* S. A. Forbes in Leavenworth county state lake, Kansas, USA (Copepoda). *Crustaceana*, 13, 1, p. 94-102.
- AUVRAY (C.) et B. DUSSART — 1966 — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crust. Cop.). I. Généralités, cas des *Eucyclops*. *Bull. Soc. Zool. France*, 91, 3, p. 477-491.
- AUVRAY (C.) et B. DUSSART — 1967 — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crust. Cop.). II. Cas des *Cyclops* et influences des facteurs extérieurs. *Bull. Soc. Zool. France*, 92, 1, p. 11-22.
- BALAZUC (J.) — 1957 — Note sur les Amphipodes souterrains. I. Un nouveau Gammaride troglobie de l'Ariège : *Salentinella gineti* n. sp. *Notes Biospéol.*, 12, 2, p. 67-74.
- BARR (T. C. Jr.) — 1968 — Cave Ecology and the Evolution of Trogllobites. In *Evolutionary Biology*, Th. Dobzhansky, M. K. Hecht and Wm. C. Steere eds., North Holland Publishing Company, Amsterdam, vol. 2, p. 35-102.
- BEAUCHAMP (P. de) et N. GOURBAULT — 1964 — *Plagnolia vandeti* n. g., n. sp., Turbellarié Triclade obscuricole. *Ann. Spéléol.*, 19, 3, p. 487-492.
- BORNHAUSER (K.) — 1913 — Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. *Int. Rev. d. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. suppl.*, 5, p. 1-90.
- BORUTZKY (E. V.) — 1930 — Zur kenntnis der unterirdischen Fauna der Kutais-Höhlen am Rion (Transkaukasus, Georgien). *Copepoda-Cyclopoida. Zool. Anz.*, 89, 11-12, p. 331-335.
- BORUTZKY (E. V.) — 1949 — Revue of the work of V. M. Rylov « Cyclopoida » of freshwater. *Fauna USSR*, 3.
- BORUTZKY (E. V.) — 1950 — *Speocyclops lussianus* sp. nov. (Copepoda Cyclopoida) provenant des grottes du Caucase. *Dokl. A. N. SSSR*, 71, 4, p. 777-779 (en russe).
- BORUTZKY (E. V.) — 1965 — Sur le genre *Speocyclops* Kiefer (Copepoda, Cyclopoida). *Revue de Zoologie*, 44, 6, p. 833-843 (en russe).
- BOTOSANEANU (L.) — 1971 — Observations sur la faune aquatique hypogée des Monts du Banat (Roumanie). *Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza »*, 10, p. 123-166.
- BOU (C.) — 1965 — *Niphargus gineti*, nouvel Amphipode Gammaridae des eaux souterraines du sud-ouest de la France. *Ann. Spéléol.*, 20, 2, p. 271-288.
- BOU (C.) — 1966 — Faune souterraine du sud-ouest du Massif central. I. Contribution à la connaissance des Invertébrés cavernicoles. *Ann. Spéléol.*, 21, 3, p. 689-706.
- BOU (C.) — 1968 a — Le gouffre du Sauvajou. *Bull. du groupe spéléol. du Couserans*, 1.
- BOU (C.) — 1968 b — Faune souterraine du sud-ouest du Massif central. II. Contribution à la connaissance de la faune des eaux souterraines de l'Albigeois. *Ann. Spéléol.*, 23, 2, p. 441-473.
- BOU (C.), C. DEDIEU et J. DELORT — 1964 — Quelques explorations spéléologiques dans le Couserans. *Spelunca, Bull.*, 4, 2, p. 6-10.
- BOU (C.) et R. ROUCH — 1967 — Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 265, p. 369-370.
- BREHM (V.) — 1926 — Zoologische Ergebnisse der von Prof. Dr. F. Klute nach Nordpatagonien unternommenen Forschungsreise. *Arch. Hydrobiol.*, 16, p. 302-328.
- BRIAN (A.) — 1951 — Descrizione di due nuovi *Cyclops* di caverne Liguri (Crust. Copepoda). *Doriana, Ann. Mus. Civ. St. nat. « G. Doria »*, 1, 14, p. 1-8.
- CALIMAN (M.-T.) — 1967 — Recherches sur les Crustacés souterrains des sources du massif de Sourroque (Ariège). D.E.S., Toulouse, p. 1-70.
- CARRÈRE (F.) — 1954 — Le réseau spéléo-hydrologique des grottes de Moulis et du Portillon (Ariège). *Bull. du Comité national de spéléologie*, 2, p. 24-27.
- CARTER (M. E.) et J. M. BRADFORD — 1972 — Postembryonic development of three species of freshwater Harpacticoid Copepoda. *Smithsonian contributions to zoology*, 119, p. 1-26.
- CASTANY (G.) — 1963 — Traité pratique des eaux souterraines. Dunod, Paris, p. 1-657.
- CASTANY (G.) — 1968 — Prospection et exploration des eaux souterraines. Dunod, Paris, p. 1-717.
- CHAMPEAU (A.) — 1965 — Etude biologique et biométrique du Copépode *Mixodiaptomus kupelwieseri* en Camargue. *Ann. Limnol.*, 1, 2, p. 197-212.
- CHAMPEAU (A.) — 1970 — Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires provençales et corses. Thèse Doct. Sc. nat., Aix-Marseille, Arch. orig. centre document. CNRS, n° 4547, p. 1-373.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1916 a — *Viguerella coeca* Maupas. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Crustaceen (unter Benützung eines Manuskriptes von E. Maupas). *Rev. Suisse Zool.*, 24, p. 521-564.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1916 b — Die metamorphose einiger Harpacticiden-genera. *Zool. Anz.*, 48, 1, p. 20-31.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1917 — Zur kenntnis der Copepodenfauna von Surinam. *Zool. Anz.*, 49, 7-8, p. 221-225.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1920 — Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel. *Arch. Hydrobiol.*, 14, 1) Stuttgart, p. 1-88.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1923 — Nouveaux Copépodes cavernicoles des genres *Cyclops* et *Canthocamptus*. *Bul. Soc. St. Cluj*, 1, p. 584-590.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1925 — Sur les Copépodes et les Syncarides des eaux souterraines de Cluj et des Monts Bihar. *Bull. Soc. Sc. Cluj*, 2, 2, p. 157-182.

- CHAPPUIS (P.-A.) — 1927 — Die Tierwelt der Unterirdischen Gewässer. *Die Binnengewässer*, 3, Stuttgart, p. 1-175.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1928 — Nouveaux Copépodes cavernicoles. *Bull. Soc. Sc. Cluj*, 4, p. 20-34.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1933 — Copépodes (1^{re} série), avec l'énumération de tous les Copépodes cavernicoles connus en 1931. *Arch. Zool. exp. gén.*, 76, 1, p. 1-57.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1934 — Ostalpine Höhlencopepoden. *Bul. Soc. St. Cluj*, 8, p. 211-217.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1936 — Subterranean Harpacticiden aus Jugoslawien. *Bul. Soc. St. Cluj*, 8, p. 386-398.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1950 — La récolte de la faune souterraine. *Notes Biospéol.*, 5, p. 1-29.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1955 — Notes sur les Copépodes. 18. Nouveaux Harpacticoides des Pyrénées. 19. Harpacticoides de Grèce. 20. Copépodes Harpacticoides des îles du Pacifique. *Notes Biospéol.*, 10, 1, p. 89-101.
- CHAPPUIS (P.-A.) — 1956 — Les Crustacés de la grotte de Gourgue près Montardi (Ariège). *Notes Biospéol.*, 11, 2, p. 127-131.
- CHAPPUIS (P.-A.) et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE — 1958 — Un Microcerberinae nouveau de Roumanie. *Vie et Milieu*, 9, 3, p. 325-333.
- CHAPPUIS (P.-A.) et F. KIEFER — 1952 — Copépodes cavernicoles des Pyrénées. *Notes Biospéol.*, 7, p. 113-131.
- CHAPPUIS (P.-A.) et R. ROUCH — 1960 — *Antrocampthus catherinae* n. sp., Harpacticoides nouveau d'une grotte de l'Aréage. *Ann. Spéol.*, 15, 3, p. 585-588.
- CHILTON (C.) — 1894 — The subterranean Crustacea of New Zealand, with some general remarks on the fauna of cave and wells. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, 6, 2, p. 163-284.
- CHODOROWSKI (A.) — 1962 — Sur les problèmes écologiques de la faune aquatique hypogée. *Spelunca*, Mém. n° 2, p. 71-75.
- CLAUS (C.) — 1857 — Weitere Mitteilungen über die einheimischen Cyclopiden. *Arch. Naturgesch.*, 23, p. 205-211.
- CLAUS (C.) — 1858 — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. *Arch. Naturgesch.*, 24, p. 1-76.
- CLAUS (C.) — 1893 — Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von *Cyclops*. Ein Beitrag zur Systematik der Cyclopiden. *Arch. Zool. Inst. Wien*, 10, p. 283-356.
- COIFFAIT (H.) — 1959 — Énumération des grottes visitées, 1950-1957 (neuvième série). *Arch. Zool. exp. gén.*, (*Biospeologica* LXXVII), 97, 3, p. 209-467.
- COINEAU (N.) — 1963 — Étude sur les Amphipodes. II. *Salentinella petiti* n. sp. *Vie et Milieu*, 14, 1, p. 107-122.
- COINEAU (N.) — 1968 — Contribution à l'étude de la faune interstitielle Isopodes et Amphipodes. *Mém. Mus. Hist. nat.*, 53, 3, p. 145-216.
- COINEAU (N.) — 1971 — Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Mém. Mus. Hist. nat.*, 64, 1, p. 1-170.
- CONOVER (R. J.) — 1967 — Reproductive cycle, early development, and fecundity in laboratory populations of the Copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, 13, 1, p. 61-72.
- COSTA (A.) — 1854 — Ricerche sui Crostacei Anfipodi del Regno di Napoli; 8 (45) : *Gammarus longicaudatus*. *Mem. reale Acad. Sc. Napoli*, 1, p. 217-218.
- CVIJIC (J.) — 1918 — Hydrographie souterraine et évolution morphologique du karst. *Rec. Trav. Inst. Géogr. alpine, Grenoble*, 6, 4, p. 1-56.
- DAMIAN (A.) — 1957 — Noi Copepode cavernicole. *Bul. St. Sect. St. Biol. (seria zool.)*, 9, 2, p. 131-143.
- DAMIAN-GEORGESCU (A.) — 1963 — Crustacea Copepoda. Fam. Cyclopidae (forme de apa dulce). Fauna Rep. Pop. Romine, Ed. Acad. RPR, 4, 6, p. 1-205.
- DAMIAN-GEORGESCU (A.) — 1966 — Crustacea Copepoda. Calanoida (forme de apa dulce). Fauna Rep. Soc. Romania, Ed. Acad. RSR, 4, 8, p. 1-130.
- DANCAU (D.) et E. SERBAN — 1963 — Sur une nouvelle *Bathynella* de Roumanie, *Parabathynella motasi* nov. sp. *Crustaceana*, 5, 4, p. 241-250.
- DAUBRÉE (A.) — 1887 — Les eaux souterraines à l'époque actuelle. Dunod, Paris, 1, p. 1-455.
- DAUM (J.) — 1954 — Zur Biologie einer Isopoden art unterirdischer Gewässer : *Caecospheroma burgundum* Dolfuss. *Ann. Univ. Sarav. Sc.*, 3, p. 104-160.
- DAWYDOFF (C.) — 1928 — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson, Paris, p. 1-930.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.) — 1960 — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, p. 1-740.
- DELAY (B.) — 1968 — Données sur le peuplement de la zone de percolation temporaire (Recherches sur les eaux souterraines, 2). *Ann. Spéol.*, 23, 4, p. 705-716.
- DELAY (B.) — 1969 — Recherches sur le peuplement de la zone de percolation temporaire des massifs karstiques. Thèse 3^e cycle, Toulouse, p. 1-71.
- DELAY (B.) — 1970 — Données sur l'écologie, l'anatomie et la biologie d'*Haplotaxis (Pelodrilus) leruthi* (Hrabé) (Oligochète, Haplotaxidae). *Ann. Spéol.*, 25, 3, p. 621-649.
- DELEURANCE-GLAÇON (S.) — 1963 — Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sc. nat., Zool.*, 12^e série, 5, p. 1-172.
- DELEURANCE-GLAÇON (S.) et E. DELEURANCE — 1964 — L'absence de cycle saisonnier de reproduction chez les insectes Coléoptères troglobies. (Bathysciinés et Trechinés). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 258, p. 5995-5997.
- DIETRICH (W.) — 1915 — Die Metamorphose der freilebenden Süßwasser Copepoden. I. Die Nauplien und das erste copepodid stadium. *Z. wiss. Zool.*, 113, p. 252-324.
- DOLFUS (A.) — 1897 — Sur deux types nouveaux de Crustacés Isopodes appartenant à la faune souterraine des Cévennes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 125, p. 130-131.
- DRAPARNAUD (J.-P.-R.) — 1805 — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France. in-4°, Paris, p. 1-164.
- DUKINA (V. V.) — 1956 — Specific differences in the larvae of Cyclopidae. *Zool. Zhurnal*, 35, p. 680-690.
- DUSSART (B.) — 1958 — Remarques sur le genre *Cyclops* s. str. (Crust. Cop.). *Hydrobiologia*, 10, p. 263-292.
- DUSSART (B.) — 1967 — Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale (tome I). Calanoides et Harpacticoides. Boubée, Paris, p. 1-500.
- DUSSART (B.) — 1969 — Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale (tome II). Cyclopoides et Biologie. Boubée, Paris, p. 1-292.
- DUSSART (B.), F. GRAF et R. HUSSON — 1966 — Les Crustacés du réservoir de la Fontaine des Suisses à Dijon. *Int. J. Speleol.*, 2, p. 269-282.
- EINSLE (U.) — 1965 — Ökologische Studien an einer pelagisch lebenden Population von *Diacyclops bicuspidatus* (Crust. Cop.). *Gewässer und Abwasser*, 39-40, p. 102-117.
- EINSLE (U.) — 1968 — Die Gattung *Mesocyclops* im Bodensee. *Arch. Hydrobiol.*, 64, 2, p. 131-169.
- ELBOURN (C. A.) — 1966 — The life cycle of *Cyclops strenuus strenuus* Fischer in a small pond. *J. animal ecol.*, 35, 2, p. 333-347.
- ELGMORK (K.) — 1955 — A resting stage without encystment in the annual cycle of freshwater copepod *Cyclops strenuus strenuus*. *Ecology*, 36, 4, p. 739-743.
- ELGMORK (K.) — 1965 — A triennial copepod (Crustacea) in the temperate zone. *Nature*, London, 205, p. 413.
- ELGMORK (K.) et A. L. LANGELOM — 1970 — The number of naupliar instars in Cyclopoida (Copepoda). *Crustaceana*, 18, 3, p. 277-282.
- ELSTER (H. J.) — 1954 — Ueber die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol., suppl.*, 20, 4, p. 546-614.
- EPPACHER (T.) — 1968 — Physiographie und Zooplankton des Gossenköllesee. *Ber. nat. med. Ver. Innsbruck*, 56, p. 31-123.
- EWERS (L. A.) — 1930 — The larval development of freshwater Copepoda. *Contr. Frans Theodore Stone Inst. Hydrobiol.*, 3.
- FAHRENBAACH (W. H.) — 1962 — The biology of a Harpacticoid Copepod. *La Cellule*, 62, 3, p. 303-376.
- FAHEEM KHAN (M.) — 1965 — The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine). *Proc. RIA*, 64 (B), 8, p. 117-130.

- FILHOL (E. et H.), E. JEANBERNAT et E. TIMBAL-LAGRAVE — 1873 — Le massif d'Arbas (Haute-Garonne). *Bull. Soc. Sc. phys. nat. Toulouse*, p. 1-114.
- FISCHER (S.) — 1851 — Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 24, p. 409-438.
- FISCHER (S.) — 1853 — Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg zu findenden Cyclopiden. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 26, p. 74-100.
- FISCHER (S.) — 1860 — Beitrag zur Kenntnis der Entomotracheen. *Abh. K. Bayer Akad.-Wiss.*, 8, p. 654-656.
- GELMINI (G.) — 1928 — Contributo alla conoscenza dello sviluppo larvale di *Cyclops leuckarti* (Claus). *Natura*, Milano, p. 89-96.
- GÈZE (B.) — 1958 — Sur quelques caractères fondamentaux des circulations karstiques. *Ann. Spéléol.*, 13, 1-4, p. 5-22.
- GÈZE (B.) — 1965 — Les conditions hydrogéologiques des roches calcaires. *Chronique d'hydrogéologie*, 7, p. 9-39.
- GINET (R.) — 1960 — Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, 15, 1-2, p. 1-254.
- GINET (R.) — 1969 — Rythme saisonnier des reproductions de *Niphargus* (Crust. Amphip. hypogé). *Ann. Spéléol.*, 24, 2, p. 387-397.
- GINET (R.) et J. MATHIEU — 1968 — Comparaison des températures létales supérieures de *Niphargus longicaudatus* (Crust. Amphipodes) hypogés et épigés. *Ann. Spéléol.*, 23, 2, p. 425-440.
- GINET (R.) et R. PUGLISI — 1964 — Ecologie de *Fonticola notadena* de Beauchamp (Turbellaria Triclada) dans la grotte de La Balme (Isère, France) ; survie en période de sécheresse. *Int. J. Speleol.*, 1, 1-2, p. 203-216.
- GOURBAULT (N.) — 1972 — Recherches sur les Triclades Paludicoles hypogés. *Mém. Mus. Hist. nat.*, 73, p. 1-249.
- GOURBAULT (N.) et F. LESCHER-MOUTOUÉ — 1968 — Etude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nert (Recherches sur les eaux souterraines, 4). *Ann. Spéléol.*, 23, 4, p. 735-742.
- GRAETER (G.) — 1903 — Die Copepoden der Umgebung von Basel. *Rev. suisse de Zool.*, 11, p. 419-541.
- GRAETER (E.) — 1907 — II. Ueber Höhlencopepoden. In E. Graeter, et P. Steinmann. Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna. *Zool. Anz.*, 31, p. 841-851.
- GRAETER (E.) — 1908 — Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna III. Ein neuer höhlencopepode *Cyclops crinitus* nov. sp. *Zool. Anz.*, 33, p. 45-49.
- GRAETER (E.) — 1910 — Die Copepoden der unterirdischen Gewässer. Stuttgart, p. 1-87 (*Arch. Hydrobiol.*, 6).
- GRAS (R.) — 1970 — Poids individuel, durée de développement et production des différents stades de *Tropodiptomus incognitus* (Crustacés Copépodes). *Cah. ORSTOM, série Hydrobiol.*, 4, 1, p. 63-700.
- GRAS (R.) et L. SAINT-JEAN — 1969 — Biologie des Crustacés du lac Tchad. I. Durées de développement embryonnaire et post-embryonnaire ; premiers résultats. *Cah. ORSTOM, série Hydrobiol.*, 3, 3-4, p. 43-60.
- GURNEY (R.) — 1933 — British fresh-water Copepoda. *Ray. Soc.*, London, p. 1-384.
- HANSEN (H. J.) — 1905 — On the propagation, structure, and classification of the family Sphaeromidae. *Quart. J. Micr. Sc.*, 49, p. 69-135.
- HARDING (J. P.) — 1958 — *Bryocamptus stouti* and *Gonicyclops silvestris* two new species of Copepod Crustacean from forest litter in New Zealand. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13, p. 309-314.
- HAWES (R. S.) — 1939 — The flood factor in the ecology of caves. *J. animal. ecol.*, 8, p. 1-5.
- HEBERER (G.) — 1926 — Zur Kenntnis der männlichen Generationsorgane der Cyclopiden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, p. 141-148.
- HENRY (J.-P.) — 1964 — Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. *Int. J. Speleol.*, 1, 3, p. 279-286.
- HENRY (J.-P.) — 1969 — Remarques sur le cycle biologique d'*Asellus cavaticus* Leydig (Crustacé Isopode troglobie). Actes IV^e CIS, Ljubljana, 4-5, p. 121-124.
- HENRY (J.-P.) et G. MAGNIEZ — 1972 — Observations sur un Aselle obscuricole de France : *Proasellus racovitzi* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota). *Int. J. Speleol.*, 4, p. 171-188.
- HERBST (V.) — 1952 — Neue Cyclopoida Gnathostoma (Crustacea Copepoda) des Küstengrundwassers. *Kieler Meeresforsch.*, 9, 1, p. 94-111.
- HERBST (V.) — 1953 — Weitere Cyclopoida Gnathostoma (Crustacea Copepoda) des Küstengrundwassers. *Kieler Meeresforsch.*, 9, 2, p. 257-270.
- HOLMES (S.) — 1909 — Sex recognition in *Cyclops*. *Biol. Bull.*, 16, p. 313-315.
- HRABE (S.) — 1958 — A new species of Oligochaeta from the southwest of France. *Pelodrilus leruthi* n. sp. *Notes Biospéol.*, 13, 2, p. 171-178.
- HULST (D. d') — 1969 — La grotte du Portillou (Moulis, Ariège). *Spelunca*, Bull., 9, 3, p. 209-211.
- HUSMANN (S.) — 1956 — Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. *Arch. Hydrobiol.*, 52, 1-2, p. 1-184.
- HUSMANN (S.) — 1966 a — Versuch einer Ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung. *Arch. Hydrobiol.*, 62, 2, p. 231-268.
- HUSMANN (S.) — 1966 b — D'e Ökologische Stellung der Höhlen und Spaltenwasser innerhalb der subterranean aquatischen Lebensbereiche. *Int. J. Speleol.*, 2, 4, p. 409-436.
- HUSSON (R.) — 1949 — Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Chevreux. *Bull. Soc. Zool. France*, 74, p. 126-132.
- HUSSON (R.) — 1971 — Rythmes biologiques et vie cavernicole. *Bull. Soc. Zool. France*, 96, 3, p. 301-316.
- Ito (T.) — 1954 — Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von *Bathynella natans* Vejd. *Zool. Jb.*, 83, 1-2, p. 1-62.
- JEANNEL (R.) — 1926 — Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Encyclopédie entomol., VII, Lechevalier, Paris, p. 1-334.
- JEANNEL (R.) et E. G. RACOVITZA — 1910 — Énumération des grottes visitées, 1908-1909 (3^e série). *Arch. Zool. exp. gén.*, (*Biospeologica* XVI), 5, p. 67-185.
- JEGLA (T. C.) — 1966 — Reproductive and molting cycles in cave crayfish. *Biol. Bull.*, 130, p. 345-358.
- JEGLA (T. C.) — 1969 — Cave crayfish ; annual periods of molting and reproduction. Actes IV^e CIS, Ljubljana, 4-5, p. 135-137.
- JUBERTHIE (C.) — 1969 — Étude écologique des larves de *Speonomus infernus* subsp. *infernus* dans la grotte de Sainte-Catherine. *Ann. Spéléol.*, 24, 3, p. 563-577.
- JUBERTHIE (C.) et M. MESTROV — 1965 a — Sur les Oligochètes terrestres des sédiments argileux des grottes. *Ann. Spéléol.*, 20, 2, p. 209-236.
- JUBERTHIE (C.) et M. MESTROV — 1965 b — Survie de *Pelodrilus leruthi* Hrabé (Oligochète Haplotoxidae) dans les grottes en période de sécheresse. *Ann. Spéléol.*, 20, 4, p. 483-487.
- JURINE (L.) — 1820 — Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. Paris, p. 1-260.
- KARAMAN (S.) — 1954 — Ueber unsere unterirdische Fauna. *Acta Mus. maced. Sc. nat.*, 1, 9, p. 195-216.
- KIEFER (F.) — 1927 — Versuch eines Systems der Cyclopiden. *Zool. Anz.*, 73, 11-12, p. 302-308.
- KIEFER (R.) — 1930 — Neue höhlenbewohnende Ruderfusskrebse. *Zool. Anz.*, 87, 9-10, p. 222-228.
- KIEFER (F.) — 1931 — Zur Kenntnis der in unterirdischen Gewässern lebenden Copepoden. *Mitt. Höhlen u. Karstforschung*, p. 46-50.
- KIEFER (F.) — 1933 — Neue Süßwassercopepoden aus Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 101, 9-10, p. 277-279.

- KIEFER (F.) — 1936 *a* — Ein weiterer neuer Cyclopide (Crustacea Copepoda) aus dem Grundwasser der Oberrheinischen Tiefebene. *Zool. Anz.*, 115, 7-8, p. 168-170.
- KIEFER (F.) — 1936 *b* — Ein neuer Cyclopide (Crustacea Copepoda) aus dem Grundwasser der Oberrheinischen Tiefebene. *Zool. Anz.*, 113, 3-4, p. 84-87.
- KIEFER (F.) — 1937 — Über Systematik und geographische Verbreitung einiger Gruppen stark verkümmelter Cyclopiden (Crustacea, Copepoda). *Zool. Jb.*, 70, 5-6, p. 421-442.
- KIEFER (F.) — 1938 — Cyclopiden (Crust. Cop.) aus süditalienischen Brunnen und Höhlen. *Zool. Anz.*, 123, 1-2, p. 1-12.
- KIEFER (F.) — 1954 — Einige Cyclopiden aus südfranzösischen Höhlen. *Notes Biospéol.*, 9, 2, p. 157-165.
- KIEFER (F.) — 1968 — Subterrane Cyclopida und Harpacticoida (Crustacea Copepoda) aus norditalien. *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 16, p. 157-198.
- KOFOID (C. A.) — 1899 — The plankton of Echo River, Mammoth Cave. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 21, p. 113-126.
- KOZMINSKI (Z.) — 1933 — Badania morfometryczne i ekologiczne nad oczlikami (Cyclopidae) z grupy *strenuus*. *Arch. Hydrobiol. i Ryb.*, 7, p. 59-140.
- KOZMINSKI (Z.) — 1936 — Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe. *Int. Rev. d. Hydrobiol. Hydrogr.*, 33, 3-4, p. 161-240.
- KULHAVY (V.) — 1967 — *Graeteriella unisetigera* (E. Graeter 1908) aus Schleswig-Holstein. *Gewässer und Abwässer*, 44-45, p. 109-116.
- KUREK (A.) — 1967 — Über die tagesperiodische Ausdrift von *Niphargus aquilex schellenbergi* Karaman aus Quellen. *Z. Morphol. Okol. Tiere*, 58, 3, p. 247-262.
- LANG (K.) — 1948 — Monographie der Harpacticiden (2 vol.). Lund, p. 1-1682.
- LENCASTRE (A.) — 1961 — Manuel d'hydraulique générale. Coll. Lab. nat. d'Hydraulique, Eyrolles, Paris, p. 1-411.
- LÉPINEY (L. de) — 1962 — Sur l'élevage des Copépodes au laboratoire. *Hydrobiologia*, 20, p. 217-222.
- LERUTH (R.) — 1939 *a* — La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, 87, p. 1-506.
- LERUTH (R.) — 1939 *b* — Notes d'Hydrobiologie souterraine. 7. Une méthode intéressante pour l'étude de la faune phréatique. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 2, p. 136-141.
- LERUTH (R.) — 1939 *c* — Notes d'hydrobiologie souterraine. 6. Remarques écologiques sur le genre *Niphargus* (suite). — A propos des *Niphargus* épigés. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 1, p. 66-72.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1965 — Contribution à la connaissance du genre *Speocyclops*. Thèse 3^e cycle, Toulouse, p. 1-66.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1966 — Note sur la reproduction et le développement post-embryonnaire des *Speocyclops*. *Ann. Spéol.*, 21, 3, p. 673-687.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1967 — Note sur la biogéographie et les biotopes du genre *Speocyclops* dans la région pyrénéenne. *Spelunca*, Mém. n° 5, p. 277-284.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1968 *a* — Un nouveau Cyclopide troglobie du midi de la France. *Ann. Spéol.*, 23, 1, p. 169-175.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1968 *b* — *Graeteriella brehmi* n. sp. nouveau Cyclopide des Pyrénées ariégeoises. *Ann. Spéol.*, 23, 1, p. 177-183.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1968 *c* — Un nouveau Cyclopide de l'Ariège : *Graeteriella rouchi* n. sp. *Ann. Spéol.*, 23, 2, p. 475-478.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1968 *d* — La faune d'une nappe éluviale de déversement ; étude préliminaire des Cyclopides hypogés (Recherches sur les eaux souterraines, 5). *Ann. Spéol.*, 23, 4, p. 743-751.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1969 — Les Cyclopides de la zone noyée d'un karst. I. *Graeteriella* (*Paragraeteriella*) *vandeli* n. sp. (Recherches sur les eaux souterraines, 7). *Ann. Spéol.*, 24, 2, p. 431-438.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) — 1971 — Les Cyclopides de la zone noyée d'un karst. II. *Mesocyclops* (*Thermocyclops*) *delamarei* n. sp. (Recherches sur les eaux souterraines, 15). *Ann. Spéol.*, 26, 2, p. 473-479.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) et N. GOURBAULT — 1970 *a* — Données préliminaires sur le peuplement de la zone de circulation permanente d'un massif karstique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 271, p. 1416-1419.
- LESCHER-MOUTOUÉ (F.) et N. GOURBAULT — 1970 *b* — Etude écologique du peuplement des eaux souterraines de la zone de circulation permanente d'un massif karstique (Recherches sur les eaux souterraines, 13). *Ann. Spéol.*, 25, 4, p. 765-848.
- LEWIS (B. G.), S. LUFF et J. W. WHITEHOUSE — 1971 — Laboratory culture of *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 (Copepoda Cyclopoida). *Crustaceana*, 21, 2, p. 176-182.
- LILLJEBORG (W.) — 1901 — Synopsis speciarum huc usque in Suecia observatorum generis *Cyclopis*. *Svenska Akad. Handl.*, 35, 4, p. 1-118.
- LINDBERG (K.) — 1952 — Cyclopides (Crustacés Copépodes) de la Grèce. *Prakt. Hellen. Hydrobiol. Inst.*, 6, 2, p. 19-39.
- LINDBERG (K.) — 1953 — Les cyclopides (Crustacés Copépodes) très évolués en tant qu'habitants des eaux souterraines. Revue des travaux récents concernant les *Bryocyclops* Kiefer et *Speocyclops* Kiefer. *Actes I^{er} CIS*, Paris, 3, p. 71-83.
- LINDBERG (K.) — 1954 — Liste de Cyclopides de quelques grottes de France et description d'un nouveau *Speocyclops*. *Notes Biospéol.*, 9, 1, p. 71-78.
- LINDBERG (K.) — 1956 *a* — Cyclopides (Crustacés Copépodes) de la Sardaigne. *Mem. Soc. Entomol. Italiana*, 35, p. 71-79.
- LINDBERG (K.) — 1956 *b* — Cyclopides (Crustacés Copépodes) de Crète avec une liste de Crustacés divers recueillis dans le lac de Kourni. *Acta. Mus. maced. Sc. nat.*, 4, 5-36, p. 97-120.
- LUCKS (R.) — 1926 — Zur entwicklung des *Cyclops viridis* Jur. und seiner Stellung zum *Cyclops clausii*. *Heller. Schr. Naturf. Ges. Danzig*, 17, p. 128-169.
- LUCKS (R.) — 1929 — *Cyclops phaleratus* Koch. Ein Beitrag zu einer Entwicklungsgeschichte. *Ber. West. Preuss. Nat. Zool. Ver.*, 51, p. 9-33.
- MAGNIEZ (G.) — 1967 — Les stations de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Sous le plancher*, Dijon, 6, 3-4, p. 36-58.
- MAGNIEZ (G.) — 1968 *a* — Les stations de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Sous le plancher*, Dijon, 7 : 1, p. 1-11 ; 2, p. 21-28 ; 3, p. 38-40.
- MAGNIEZ (G.) — 1968 *b* — L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus, 1897, (Crustacé Isopode troglobie). *Ann. Spéol.*, 2, p. 363-407.
- MAGNIEZ (G.) — 1971 *a* — Durées de la mue et de l'intermue des adultes, et longévité de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Asellote troglobie). *Int. J. Speleol.*, 3, 3-4, p. 333-349.
- MAGNIEZ (G.) — 1971 *b* — Les milieux de vie de *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (Crustacé Asellote troglobie) ; données préliminaires. *Int. J. Speleol.*, 3, 3-4, p. 397-421.
- MANFREDI (P.) — 1923 — Etude sur le développement larvaire de quelques espèces du genre *Cyclops*. *Ann. Biol. lac.*, 12, p. 272-303.
- MANFREDI (P.) — 1925 — Etude sur le développement larvaire de quelques espèces du genre *Cyclops* (2^e note). *Ann. Biol. lac.*, 14, p. 111-129.
- MANGIN (A.) — 1969 — Etude hydraulique du mécanisme d'intermittence de Fontestorbes (Bélesta, Ariège). *Ann. Spéol.*, 24, 2, p. 253-298.
- MANGIN (A.) — 1970 *a* — Le système karstique du Baget (Ariège) (note préliminaire) (Recherches sur les eaux souterraines, 10). *Ann. Spéol.*, 25, 3, p. 561-580.
- MANGIN (A.) — 1970 *b* — Contribution à l'étude des aquifères karstiques à partir de l'analyse des courbes de décharge et tarissement. *Ann. Spéol.*, 25, 3, p. 581-610.
- MARGALEF (R.) — 1953 *a* — Los Crustaceos de las aguas continentales ibéricas. *Inst. For. Invest. Exper.*, Madrid, p. 1-243.

- MARGALEF (R.) — 1953 *b* — Caracteres ligados a las magnitudes absolutas de los organismos y su significado sistematico y evolutivo. *Publ. Inst. Biol. apl., Barcelona*, 12, p. 111-121.
- MARGAT (J.) — 1972 — Terminologie hydrogéologique. Propositions pour un dictionnaire. *Publ. BRGM*, 72 SGN 203 AME, p. 1-136.
- MARTEL (E.-A.) — 1921 — Nouveau traité des eaux souterraines. Doin, Paris, p. 1-838.
- MATSCHEK (H.) — 1910 — Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. *Archiv. für Zellforschung*, 5, p. 36-119.
- MAZEPOVA (G. F.) — 1960 — Morphologie des divers stades larvaires chez *Cyclops kolensti* (Cyclopoida) provenant du lac Baikal. *Izvest. Sibir. Otdel. Akad. Nauk. SSSR*, 6, p. 103-115 (en russe).
- McLAREN (I. A.) — 1964 — Zooplankton of lake Hazen, Ellsmere Island, and a nearly pond with special reference to the Copepod *Cyclops scutifer* Sars. *Canad. Journ. Zool.*, 42, p. 613-619.
- MEINZER (O. E.) — 1923 — Outline of Ground Water Hydrology, with definitions. *U. S. Geol. Sur., Water Supply paper* n° 494.
- MESTROV (M.) — 1962 *a* — Un nouveau milieu aquatique souterrain : le biotope hypotelmiorhéique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 254, p. 2677-2679.
- MESTROV (M.) — 1962 *b* — Milieu d'origine de quelques espèces aquatiques souterraines *Spelunca*, Mém. n° 2, p. 84-88.
- MESTROV (M.) — 1964 — Différences et relations faunistiques et écologiques entre les milieux souterrains aquatiques. *Spelunca*, Mém. n° 4, p. 185-187.
- MOTAS (C.) — 1962 — Procédés de sondages phréatiques. Division du domaine souterrain. Classification écologique des animaux souterrains. Le psammon. *Acta. Mus. maced. Sc. nat.*, 8, 7, p. 135-173.
- MOTAS (C.), L. BOTOSANEANU et S. NEGREA — 1962 — Cercetari asupra biologiei izvoarelor si apelor freaticide din partea centrala a cimpiei Romine. *Ed. Acad. RPR*, p. 1-366.
- MRAZEK (A.) — 1893 — Beitrag zur kenntnis der Harpacticiden Fauna des Süßwasser. *Zool. Jb.*, 7, p. 89-130.
- NÈGRE (J.) et H. HENROT — 1947 — Une expédition spéléologique dans les Pyrénées. *L'Entomologiste*, 3, 1, p. 27-30.
- NORMAN (A. M.) et T. SCOTT — 1906 — The Crustacea of Devon and Cornwall. p. 1-232.
- ORGHIDAN (T.) — 1959 — Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers : der Hyporheische Biotop. *Arch. Hydrobiol.*, 55, 3, p. 392-414.
- PETKOVSKI (T. K.) — 1955 — Beitrag zur kenntnis der Copepoden (IV). *Acta Mus. maced. Sc. nat.*, 3, 3 (25), p. 71-104.
- PETKOVSKI (T. K.) — 1971 — Einige neue und seltene subterrane Cyclopiden (Crustacea Copepoda) aus Jugoslawien. *Acta. Mus. maced. Sc. nat.*, 12, 5, (106), p. 77-114.
- PEYBERNÈS (B.) et P. SOUQUET — 1972 — Géologie de la région de Saint-Girons à l'articulation des massifs nord-pyrénéens de l'Arize, du Plantach, des Trois-Seigneurs et de Castillon (Ariège). *Bull. BRGM*, 1, 2, p. 1-14.
- PLESA (C.) — 1961 — Redescription of the subterranean freshwater Cyclopoid *Acanthocyclops reductus propinquus* Plesa (Copepoda). *Crustaceana*, 3, 1, p. 47-55.
- PLESA (C.) — 1967 — Recherches sur la périodicité de reproduction chez les cavernicoles. *Spelunca*, Mém. n° 5, p. 295-299.
- PLESA (C.) — 1968 — Un nouveau Cyclopoïde interstitiel de la mer de Chine : *Heterocyclopina vietnamensis* n. g., n. sp. (Crustacea Copepoda). *Vie et Milieu*, A, 19, 2-A, p. 329-344.
- PLESA (C.) — 1968 — Cercetari asupra periodicitatii reproductive la unele crustacee cavernicole troglobionte. *Bucarest*, p. 1-30.
- POULSON (T. L.) — 1964 — Animals in aquatic environments : animals in caves. In D. B. Dill, ed. *Handbook of Physiology*, sect. 4, « Adaptation to the environment », Washington, Amer. physiol. soc., p. 749-771.
- POULSON (T. L.) et M. SMITH — 1969 — The basis for seasonal growth and reproduction in aquatic cave organisms. *Actes IV^e CIS, Ljubljana*, 4-5, p. 197-201.
- RACOVITZA (E. G.) — 1907 — Essai sur les problèmes biopéologiques. *Arch. Zool. exp. gén., (Biospeologica LIX)*, 4, 6, p. 371-488.
- RAVERA (O.) — 1953 — Gli stadi di sviluppo dei copepodi pelagici del lago Maggiore. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 7, p. 129-151.
- RAVERA (O.) — 1955 — Seasonal variation of the reproductive rate in pelagic Copepods of lake Maggiore. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 12, p. 436-446.
- REHBERG (H.) — 1880 — Beitrag zur kenntnis der freilebenden Süßwasser-Copepoden. *Abh. natur. Ver. Bremen*, 6, p. 533-554.
- RICHARD (J.) — 1887 — Liste des Cladocères et Copépodes d'eau douce observés en France. *Bull. Soc. Zool. France*, 12, p. 156-164.
- ROEN (U.) — 1955 — On the number of eggs in some free-living freshwater Copepods. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 12, p. 447-454.
- ROEN (U.) — 1957 — Contributions to the biology of some Danish free-living freshwater Copepods. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.*, 9, 2, p. 1-101.
- ROQUES (H.) — 1963 — Sur la répartition du CO₂ dans les karsts (2^e mémoire). *Ann. Spéol.*, 18, 2, p. 141-184.
- ROUCH (R.) — 1961 — Le développement et la croissance des Copépodes Harpacticoides cavernicoles (Crustacés). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 252, p. 4062-4064.
- ROUCH (R.) — 1964 *a* — Sur le peuplement des grottes par certaines espèces de Copépodes. *Spelunca*, Mém. n° 4, p. 200-201.
- ROUCH (R.) — 1964 *b* — Note sur les Harpacticides. 1 — Une nouvelle *Elaphoidella* de l'Ariège. 2 — Description des mâles de *Nitocrella gracilis* et *Nitocrella elegans*. *Ann. Spéol.*, 19, 3, p. 525-531.
- ROUCH (R.) — 1967 — Nombre et taille des œufs chez quelques Harpacticides épigés et hypogés (Copépodes). *Spelunca*, Mém. n° 5, p. 300-304.
- ROUCH (R.) — 1968 *a* — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés Copépodes). *Ann. Spéol.*, 23, 1, p. 5-165.
- ROUCH (R.) — 1968 *b* — Sur les eaux souterraines continentales et l'importance de leur peuplement (Recherches sur les eaux souterraines, 1). *Ann. Spéol.*, 23, 4, p. 693-703.
- ROUCH (R.) — 1970 *a* — Le système karstique du Baget. I. Le phénomène d'hémorragie « au niveau de l'exutoire principal (Recherches sur les eaux souterraines, 12). *Ann. Spéol.*, 25, 3, p. 665-709.
- ROUCH (R.) — 1970 *b* — Harpacticides nouveaux des eaux souterraines des Pyrénées (Recherches sur les eaux souterraines, 8). *Ann. Spéol.*, 25, 1, p. 139-154.
- ROUCH (R.) — 1970 *c* — Une nouvelle *Nitocrella* des Pyrénées (Recherches sur les eaux souterraines, 11). *Ann. Spéol.*, 25, 3, p. 659-664.
- ROUCH (R.) — 1971 — Peuplement par les Harpacticides d'un drain situé dans la zone de circulation permanente (Recherches sur les eaux souterraines, 14). *Ann. Spéol.*, 26, 1, p. 107-133.
- ROUCH (R.) — 1972 — Le système karstique du Baget. II. Etude des Harpacticides rejetés au niveau de Las Hountas au cours de plusieurs crues du cycle hydrologique 1970-1971 (Recherches sur les eaux souterraines, 17). *Ann. Spéol.*, 27, 1, p. 139-176.
- ROUCH (R.), L. JUBERTHIE-JUPEAU et C. JUBERTHIE — 1968 — Essai d'étude du peuplement de la zone noyée d'un karst (Recherches sur les eaux souterraines, 3). *Ann. Spéol.*, 23, 4, p. 717-733.
- ROY (J.) — 1932 — Copépodes et Cladocères de l'ouest de la France. Recherches biologiques et faunistiques sur le plancton d'eau douce des vallées du Loir et de la Sarthe. *Gap*, p. 1-226.
- RYLOV (V. M.) — 1948 — Crustacea. Freshwater Cyclopoida. Fauna of USSR, 3, 3, p. 1-314.
- RZOSKA (J.) — 1927 — Einige Beobachtung über temporale Grössenvariation bei Copepoden und einige andere Fragen ihrer Biologie. *Int. Rev. d. Hydrobiol. Hydrogr.*, 17, p. 99-114.
- RZOSKA (J.) — 1930 — Biometrische Studien über die Variabilität einer Cyclopiden Gruppe (*Cyclops strenuus* s. lat.). *Arch. Hydrobiol. Ryb.*, 5, p. 193-220.

- SAINT-SIMON (A. de) — 1848 — Miscellanées malacologiques. Toulouse, p. 1-41.
- SARS (G. O.) — 1863 — Oversigt af de indenlandske Ferskvandscopepoder. *Forh. Vidensk. Selsk. Krist.*, p. 212-262.
- SARS (G. O.) — 1913-1918 — An account of the Crustacea of Norway. 6. Copepoda Cyclopoida. Bergen, p. 1-225.
- SCHELLENBERG (A.) — 1933 — Weitere deutsche und ausländische Niphargiden. *Zool. Anz.*, 102, 1-2, p. 22-33.
- SCHMANKEVICH (V.) — 1875 — Quelques Crustacés des eaux salées et douces et leurs rapports avec l'élément environnant. *Mém. Soc. nat. nelle.*, Odessa, 3, 2, p. 1-391 (en russe).
- SCHMEIL (O.) — 1893 — Copepoden des Rhätikon-Gebirges. *Abh. naturforsch. Ges. Halle*, 19, p. 1-40.
- SCHNITTER (H.) et P.-A. CHAPPUIS — 1915 — *Parastenocaris fontinalis* nov. spec., ein neuer Süßwasserharpacticide. Zuglich ein Beitrag zur kenntnis der Gattung *Parastenocaris* Kessler. *Zool. Anz.*, 45, 7, p. 290-302.
- SCHOELLER (H.) — 1962 — Les eaux souterraines. Masson, Paris, p. 1-642.
- SCHWOERBEL (J.) — 1959 — *Graeteriella unisetiger* (E. Graeter, 1908), ein seltener Cyclopide (Crustacea Copepoda) aus dem Grundwasser der versickernden Donau bei Möhringen. *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde Naturschurz*, N.F. 7, 5, p. 321-322.
- SCOTT (W.) — 1909 — An ecological study of the plankton of Shawnee Cave, with notes on the cave environment. *Biol. Bull.*, 17, p. 386-407.
- SCOURFIELD (D. J.) — 1932 — A new species of *Cyclops* found on the Cliff face at Tenby (*Cyclops* [Bryocyclops] *demetiensis*, sp. n.). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 10, 10, p. 559-570.
- SERBAN (E.), N. COINEAU et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE — 1972 — Recherches sur les Crustacés souterrains et mésopsammiques. I. Les Bathynellacés (Malacostraca) des régions méridionales de l'Europe occidentale. La sous-famille des Gallobathynellinae. *Mém. Mus. Hist. nat.*, A, 75, p. 1-107.
- SMYLY (W. J. P.) — 1970 — Observations on rate of development, longevity and fecundity of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) (Copepoda, Cyclopoida) in relation to type of prey. *Crustaceana*, 18, 1, p. 21-36.
- SPANDL (H.) — 1926 — Die Tierwelt der Unterirdischen Gewässer. Speläologische Monographien, Wien, p. 1-235.
- STELLA (L.) — 1955 — Behaviour and development of *Monodella argentarii* Stella, a Thermosobenacean from an Italian cave. *Vehr. int. Ver. Limnol.*, 12, p. 464-466.
- SRASKRABA (M.) — 1972 — L'état actuel de nos connaissances sur le genre *Niphargus* en Tchécoslovaquie et dans les pays voisins. *Mus. Civ. St. nat. Verona*, Mém. n° 5, p. 35-47.
- SWINNERTON (A. C.) — 1932 — Origin of limestone caverns. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 43, p. 662-693.
- SZLAUER (L.) — 1959 — Obsewacje nad przebiegiem kopulacji u oczlika *Cyclops kolensis* Lilljeborg. *Polskie Arch. Hydrobiol.*, 5 (18) 2, p. 101-109.
- SZLAUER (L.) — 1959 — Obserwacje nad rozmnozaniem oczlika *Cyclops kolensis* Lilljeborg. *Polskie Arch. Hydrobiol.*, 5 (18), 2, p. 111-120.
- TERMIER (H. et G.) — 1960 — Erosion et sédimentation. Masson, Paris, p. 1-412.
- VANDEL (A.) — 1920 — Sur la faune des sources. *Bull. Soc. Zool. France*, 45, p. 177-183.
- VANDEL (A.) — 1964 — Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, p. 1-619.
- VANDEL (A.) — 1968 — Le milieu aquatique souterrain. *Bull. Soc. Zool. France*, 93, 2, p. 209-225.
- VEJDOVSKY (F.) — 1882 — Thierische organismen der Brunnen-gewässern von Prag. Prague, IV, p. 1-70.
- WALTER (E.) — 1922 — Ueber die Lebensdauer der Freilebenden Süßwasser Cyclopiden und andere Fragen ihrer Biologie. *Zool. Jb.*, 44, p. 375-420.
- ZIEGELMAYER (W.) — 1925 — Metamorphose und wachstum der Cyclopiden. *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, 126, p. 493-570.

Autorisation de soutenance accordée.

Toulouse, le 16 mars 1973.

Le Président de l'Université Paul-Sabatier,
L. LARENG.

